VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ
И ТЕХНИКИ

КЛАССИКИ НАУКИ



И. М. СЕЧЕНОВ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ

ТОМ ВТОРОЙ

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

РЕДАКЦИЯ И ПОСЛЕСЛОВИЕ
Х. С. КОШТОЯНЦА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1956

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Основана академиком *С. И. Вавиловым*

Редакционная коллегия: академик *И. Г. Петровский* (председатель), академик *К. М. Быков*, академик *Б. А. Казанский*, академик *О. Ю. Шмидт*, академик *Н. Н. Андреев*, академик *Д. И. Щербаков*, академик *П. Ф. Юдин*, член-корреспондент АН СССР *Б. Н. Делоне*, член-корреспондент АН СССР *Х. С. Коштоянц*, член-корреспондент АН СССР *А. М. Самарин*, профессор *Д. М. Лебедев*, профессор *Н. А. Фигуровский*, кандидат философских наук *И. В. Кузнецов* (заместитель председателя).

*

Составители тома и примечаний

Е. Г. ГЕЛЛЕРШТЕЙН и Г. Д. СМИРНОВ


ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ
* И. М. СЕЧЕНОВ *

ПЕРВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РАБОТЫ



ВЛИЯЮТ ЛИ НЕРВЫ НА ПИТАНИЕ?[1]

Вопрос этот, столь важный в физиологии и, конечно, один из капитальных в патогении, вступил с год тому назад в новую фазу развития. Причиной этому была работа Снеллена (Experiment. Unters. über d. Einfluss d. Nerv. auf d. Entzündungsprocess. Arch. für Holland Beitr. u. s. w. von Donders, — Utrecht, 1857), вышедшая из лаборатории Дондерса в прошлом году. Труд этот не открыл пути новым взглядам, новым убеждениям, но, разрушив справедливость физиологического факта, служившего опорой одному мнению, дал столько силы противоположному, что физиолог, строго придерживающийся экспериментального пути в своей науке, может теперь не колеблясь высказать свое убеждение относительно разбираемого нами вопроса. Заслуга важная, если вспомнить, как часто бывает поставлен тот же самый физиолог в совершенно противное положение.

Чтобы доказать справедливость сказанного и показать вместе с тем значение Снелленовой работы в истории разбираемого нами вопроса, я должен коснуться предшествующего состояния последнего.

Определенная мысль* о значении нервов в питании принадлежит нашему столетию. Ранее она не могла явиться потому, что понятие п и т а н и е установилось только со времени знаменитых работ Швана над развитием животных тканей,

---

* Было бы излишне говорить о временах Валлиса (1685) и Фосса (1789), думавших, что нервы, просачивая питательные вещества, непосредственно питают ткани.

притом только в нашем столетии опытно доказана мысль о различии отправления различных нервов. Знаменитый Иоганн Мюллер, игравший столь блестящую роль в обоих этих открытиях, давших определенный смысл разбираемому нами вопросу, говорит о значении нервов в питании так: «Первоначальная причина питания должна быть рассматриваема как совершенно не зависящая от нервов; питание есть результат силы, присущей каждому животному молекулу, есть акт, производимый первоначальными пластическими элементами, т. е. клеточками. Несомненное же влияние нервов на эти акты подобно действию регулятора часов, которые в самих себе заключают причину своего хода. Нервные влияния могут только ускорить, усилить и ослабить ход питания». Легко угадать основы такого воззрения. Они были: признанное уже в то время самостоятельное развитие животной клеточки и замечаемая часто атрофия парализованных членов. Кроме того, он приводит в подкрепление последней части своего мнения несколько физиологических опытов над животными, из которых на первом плане, разумеется, стоит опыт Мажанди (или Фодерé, как уверяет Лонжé) с перерезыванием N. trigemini внутри полости черепа. Здесь кстати упомянуть об опыте изменения лёгочной ткани по перерезании бродящих нервов, тогда уже давно известном, но на который Мюллер не обратил внимания. Опыт этот делали уже Вальсальва, Дюверней, Сенак и Ширак. Достоинство всех этих опытов определится далее.

Таково было одно воззрение на наш вопрос. Основания к другому даны были ранее. Уже один простой взгляд на распределение нервных элементов в организме увлекал физиолога к мысли, что большой сочувственный нерв, проникая с кровеносными сосудами во все ткани нашего тела, должен находиться в тесной связи со всеми изменениями последних. Рейль назвал систему сочувственного нерва растительною, Биша — системою органической жизни. Как ни недостаточны и шатки были основания к такому воззрению, но мысль

видеть две стороны физиологической жизни, животную и органическую, под управлением двух различных систем нервов, сама по себе была так привлекательна и казалась в то же время столь естественною, что ей невольно подчинялся ум. А между тем вместе с этой мыслью вводилось по необходимости в науку очень вредное представление о нервах, имеющих так сказать специфическое влияние на процесс питания. Этим, разумеется, затемнялись ясные результаты Швана в учении о развитии тканей. Желание видеть анатомическое выражение господствовавшей тогда мысли было так велико, что когда Ремак описал серые нервные волокна, то целый хор ученых прозвал их органическими, питательными.

Иоганн Мюллер остался верен себе: упоминая об этой гипотезе в своей физиологии, он вслед за тем прибавляет, что у некоторых позвоночных животных узловатой системы или вовсе нет, или нет в некоторых местах, и что тогда ее заменяют спинномозговые нервы.

Если вспомнить, что результаты перерезывания трехраздельного и бродящих нервов могли уже быть сведены на поражение нитей сочувственного, находящихся как в том, так и в другом, то ясно, что мнение об исключительном влиянии симпатического нерва на питание явилось в начале сороковых годов уже довольно сильным. Оно имело в распределении узловатых нервов по тканям тела, и в особенности серых нервных волокон, две анатомические опоры и подкреплялось двумя упомянутыми физиологическими опытами. Недоставало только прямых опытов над узловатым нервом с целью определить его значение в питании. Они, однако, не заставили ждать себя долго. В 1847 г. явилась в Берлине диссертация Аксманна «De gangliorum systematis structura penitiori ejusque functionibus»*. Физиологический отдел этого сочинения не подвергался, сколько мне известно, критике, и потому считаю не лишним остановиться на нем.

---

* Немецкое издание этого сочинения вышло в 1853 г. Я разбираю последнее.

Главнейшие заключения, которые Аксманн выводит из своих опытов, суть следующие:

I) Головной и спинной мозг не имеют прямого влияния на питание.

II) Процесс этот подчинен узловатой системе, которая в своих функциях совершенно самостоятельна.

Последнее положение подразделяется у него на два:

а) на питание и отделения влияют только нервные волокна, родящиеся в узлах задних корешков спинного мозга — nn. gangliospinales Аксманна;

б) нервы же, выходящие из углов сочувственного нерва (nn. gangliosympathici), суть исключительно сосудодвигательные.

Для нас важны только nn. gangliospinales. В пользу первого положения Аксманн приводит, кроме старых, общеизвестных наблюдений над питанием безголовых уродов, собственный опыт: он наблюдал, что по вырезании спинного и головного мозга, с сохранением продолговатого, лягушки живут гораздо долее, чем после столь же обширной экстирпации узлов, или перерезания узловатых нервов. Нисколько не сомневаясь в справедливости положения, которое, по мнению Аксманна, подкрепляется этим опытом, я, однако, думаю, что последний никак не имеет придаваемого ему значения, потому что, экстирпируя спинной и головной мозг, ранят только общие покровы, мышцы и кости, без большого кровотечения (у лягушки), тогда как экстирпация в соответственном объеме (т. е. почти всех узлов), во-первых, невозможна, во-вторых, непременно сопровождается вскрытием брюшной и грудной полости (у лягушки они не отделены друг от друга) и почти неизбежным ранением различных органов этих полостей. Следовательно, разница ранений так велика, что не может быть оставлена без внимания.

Влияние узловатых нервов на питание выражается у Аксманна тем, что по перерезании спинномозговых нервов между спинным узлом и сообщающей ветвью симпатического нерва

является общая водянка, ткани делаются рыхлыми и подавляются некоторые отделения. Представляю общую картину из 3 опытов над лягушками. Двум животным было перерезано в упомянутых выше местах четыре нижних спинномозговых нерва, третьему — шесть. Несмотря на это, последняя лягушка жила 96 часов, а первые две не более 48. При этом не мешало бы, следовательно, заметить, что в смерть от перерезания нервов вмешивались посторонние условия. Явления по операции: паралич движения и чувства в задних конечностях; кожа последних делается блеклою и теряет, вследствие исчезания отростков в пигментных клетках, естественный цвет. Кровообращение нормально (а между тем через кожу бедра заметны кровоизлияния!). Развивается мало-помалу общая водянка. Присоединяется желтуха. Смерть. По вскрытии: у 1-й лягушки гидропический экссудат содержит мочевую кислоту кислой реакции. В других случаях реакция жидкости щелочная, в 3-м сверх того [жидкость] содержит желчный пигмент. Кровоизлияния (особенно сильны в 3-м случае) в мышцы нижних конечностей, в слизистую оболочку кишечного канала, мочевого пузыря, в почки и печень; ткани последних были обращены в 3-м случае в кашицу. Затем, размягчение тканей всех этих органов. Мочевой пузырь всегда пуст и наполнен кровянистой слизью. Мухи, сварившиеся в желудках первых двух нумеров, не сваренная — в третьем. Повторяя эти опыты, Аксманн нашел, сверх того, что в крови уменьшается количество кровяных шариков и что исчезание их идет рука об руку с числом перерезанных нервов.

Эти патологические явления, за исключением паралича движения и чувства, указывают, по мнению автора, на размягчение тканей и происходящие оттуда кровоизлияния, на подавление отделения мочи и желчи и на распадение кровяных шариков, одним словом, на уничтожение питания.

Другая часть опытов, нашедшая нервы, исключительно управляющие сократительностью сосудов, или, как Аксманн

выражается, непроизвольною сократительностью тканей, не интересует нас.

Упоминаю об ней потому только, что она помогает понять, почему автор в патологических явлениях первого ряда опытов принимает размягчение тканей за причину кровоизлияний, а не наоборот. Последнее вытекает из описания болезненных припадков столько же естественно, как и первое, потому что он сам видел на первой лягушке задолго до ее смерти кровоизлияния под кожу бедра. Притом, взявши беспорядки в кровообращении за исходную точку, легко объяснить все последовательные явления, т. е. кровоизлияния, размягчение тканей, водянку и пр. Принятию этого противятся, повидимому, слова Аксманна, что кровообращение почти до смерти остается нормальным. Но если всмотреться в эти слова, то нетрудно видеть в них разладицу с другим фактом. Нет сомнения, что автор следил за кровообращением, рассматривая плавательную перепонку через микроскоп. Он сам говорит, что одно из первых явлений, по сделании операции, есть разрыхление кожи нижних конечностей и экстравазаты. Если это справедливо для кожи нижних конечностей, то, конечно, уже и для плавательной перепонки; а в таком случае нормальное кровообращение в последней невозможно.

Перехожу к отдельным фактам.

Из них по необычайности кислая реакция гидропического выпота у 1-й лягушки занимает, конечно, одно из первых мест. Автор обходит этот факт молчанием, но я считаю не лишним остановиться на нем. Серозные выпоты из крови никогда не были кислыми, следовательно, какая-нибудь кислая жидкость должна была примешаться к выпоту извне. Почему, например, не допустить, что лягушка в течение опыта выпустила — и не раз — мочу (не спускать глаз с лягушки в течение 40 — 96 часов едва ли возможно), которая, смешавшись с водой, окружавшей животное, проникла в полость брюшины? Этим хоть сколько-нибудь может объясниться кислая реакция выпота в первом случае. Что

лягушка в течение опыта не испускала мочи, на это доказательств в сочинении Аксманна нет; по крайней мере нигде и не упомянуто об анализе жидкости, окружавшей животное.

Опытам с мухами едва ли кто придаст значение, если обратить внимание на то, в каком состоянии должна находиться живучая лягушка после операции, убивающей ее в 96 часов (maximum).

Наблюдение над уменьшением количества кровяных шариков не имеет силы, потому что не употреблено ни одного из известных методов определения их в крови для решения этого вопроса; одним глазам в этом случае никто не поверит.

Беспристрастный судья этого сочинения сказал бы в 1847 г., что оно, представляя новые доказательства влияния узловатых нервов на сократительность сосудов*, не доказывает влияния их на питание и отделения, и прибавил бы, что автор этого сочинения не воспитался в школе строгой экспериментальной физиологии.

Вопрос остался, следовательно, не решенным. В 1851 г. Вернал обнародовал в первый раз свой знаменитый опыт с перерезыванием шейной части большого сочувственного нерва (Comptes rendus de la Société de la biologie. Tom III). Этим опытом (но не Бернаром) несомненно доказано влияние узловатого нерва на сократительность сосудов, и взгляд Иоганна Мюллера на наш вопрос получил более определенную форму. Но так как в этом опыте перерезываются пограничные нити (Grenzstränge) узловатого нерва, nn. ganglio-sympathici Аксманна, то ясно, что мнение последнего о значении nn. gangliospinalium еще не было опровергнуто. Вскоре после опыта Бернара Пфлюгер доказал, что у лягушки идут через передние корешки спинномозговых нервов сосудодвигательные волокна. Мнение Аксманна, следовательно, об исключительном месте рождения этих нервов в симпатических

* Это мнение уже существовало до Галлера. Около сороковых годов оно было уже так сильно, что Штиллинг предложил в 1840 г. назвать узловатый нерв сосудодвигательным.

узлах пало. Дальнейшие работы Будге, Валлера, Шиффа, Дондерса и пр. убедили, что сосудодвигательные волокна находятся и на протяжении спинномозговых нервов, чем уже вполне объяснялась нерво-параличная гиперемия органов. Аксманновское размягчение тканей являлось натуральным следствием гиперемии и кровоизлияний.

Таким образом, пало мнение, приписывавшее узловатому нерву исключительное влияние на питание. Вопрос упростился, но его затемняли еще опыт Вальсальвы с бродящими нервами и [опыт] Мажанди — с трехраздельным. Факты эти вредили простоте решения вопроса тем более, что по сущности своих явлений невольно вызывали мысль, что нервы имеют, так сказать, качественное влияние на питание. В самом деле, как в том, так и в другом случае, за перерезанием нерва следовало воспаление. Оба эти факта решены уже окончательно.

Исследования Траубе (Die Ursache u. die Beschaffenheit derjen. Veränder., welche d. Lungenpar. nach Durchschneid. d. nn. vagi erleidet. Beitr. zur experim.] Pathol. u. Physiol., Heft 1. Berl. 1846) показали, что воспаление легкого, развивающееся по перерезании бродящих нервов, вполне зависит от инородных тел (к которым принадлежит даже и слюна из полости рта), падающих в дыхательные пути вследствие нечувствительности слизистой оболочки гортани и паралича гортанной щели. Так что, если предотвратить попадание инородных тел в дыхательные пути, то воспаления не бывает. Шифф старался опровергнуть Траубе и уверял, что ему при повторении тех же опытов и с теми же предосторожностями не удавалось предотвратить воспаление. Понятно, однако, что в этом случае отрицательные результаты Траубе имеют гораздо более веса даже тогда, если бы из всех его опытов удался только один. Теми же словами можно ответить Аксманну на его опровержение, что при перерезании одного только бродящего нерва все-таки бывает воспаление.

Опыт Мажанди достался на долю Снеллена. В труде, названном нами в начале этой статьи, он доказал травматическое происхождение воспаления роговой оболочки глаза по перерезании n. trigemini в полости черепа. Известно, что после этой операции теряется чувствительность глаза и соответствующей половины лица. Животное, натыкаясь на окружающие его предметы, бьется о них парализованными частями — отсюда воспаление. Чтобы предотвратить механические раздражения глаза, Снеллен по перерезании n. trigemini у кролика сшивает веки соответствующего глаза и заворачивает на него ухо, которое пришивает к коже лица. Таким образом поверх глаза находится орган, имеющий чувствительность (у кролика только незначительная часть поверхности уха снабжается ветвями трехраздельного нерва), и животное не бьется глазом о предметы. Снеллену удавалось сохранять, таким образом, глаз в течение 10 дней нормальным.

К этой же категории фактов относится наблюдение Иоганна Мюллера над образованием струпов на подошве кроликов, которым перерезаны nn. ischiadici. Уже в 1846 г. Броун-Секар нашел, что патологические изменения ступни зависят в этом случае от механических насилий, а не от нервного паралича.

Таким образом, вопрос наш, двигаясь путем строгого опыта и рассматриваемый в границах последнего, достиг следующего выражения: *нервы влияют на питание постольку, поскольку они управляют объемом сосудов и вместе с тем массой крови, находящейся в данное время в данном органе.* Нервное влияние распространяется, следовательно, только на присутствие бóльшего или меньшего количества питающего материала в данном органе, в данное время, и на быстроту движения этого материала по сосудам тканей.

Есть, однако, патологические факты, которые, повидимому, не могут быть объяснены одним только количественным влиянием нервов на питание. Так, Феринг и Лангенбек

наблюдали, что моральные потрясения имеют большое влияние на течение ран. То же самое я слышал от моего почтенного наставника, профессора Иноземцева, который наблюдал притом развитие рака от той же причины. Такие изменения врач охотно называет качественными. Но если вспомнить, как шатки еще наши понятия о гистологическом и химическом качестве тканей, притом как темны еще влияния бо́льшего или меньшего притока крови и бо́льшей или меньшей быстроты движения ее по тканям на питание последних, то ясно, что приведенные патологические наблюдения еще не вредят сделанному решению вопроса; факты эти может быть лежат в нем. Конечно, вопрос наш, как и все физиологические, далек от решения, но он уже стоит на новом пути. Физиологу предстоит определить влияние всех моментов движения крови по тканям на все физические и химические свойства последних. Разумеется, и этот вопрос не будет исчерпан: наука показала, что по телу нашему идет каждое мгновение необозримое количество электрических токов, и что присутствие их в жидкостях без электролиза невозможно. Значение такого могучего деятеля в питании можно предчувствовать, но до понимания его еще далеко. Гадать легко — разгадывать трудно.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОТРАВЛЕНИИ РОДАНИСТЫМ КАЛИЕМ[2]

§ 1. Во время моих исследований о влиянии алкоголя на движение сердца я подумал, что было бы полезно сравнить действие алкоголя на сердце с действием какого-нибудь другого вещества, оказывающего влияние на движение сердца. В своих «Лекциях о воздействии токсических и медикаментозных веществ» (Leçons sur les effets des substances toxiques et medicamenteuses. Paris, 1857) Клод Бернар называет одно из таких веществ, а именно — роданистый калий. По его данным S_2CyK уничтожает мышечную возбудимость и вследствие этого влечет за собой остановку сердца. Сходство (правда, только внешнее) воздействия этого вещества с воздействием алкоголя, который, как известно, в стадии паралича очень резко снижает сердечную деятельность, сделало для меня открытие Бернара как нельзя более желательным. В соответствии с данными Бернара я ввел небольшое количество концентрированного раствора S_2CyK под кожу лягушки и стал наблюдать ее. Через полчаса лягушка, действительно, перестала реагировать на щипки задней конечности; однако я был еще более удивлен, увидя, как лягушка подтягивала соответствующую конечность всякий раз, когда я с усилием разгибал ее и затем отпускал. Эти факты как раз и находятся в противоречии с данными Бернара, согласно которым кожная чувствительность должна все еще сохраняться, когда мышцы уже парализованы. Движения задних конечностей все еще продолжались около получаса, постепенно ослабевая, в то время как лягушка лежала неподвижно, не реагируя

ни на один раздражитель. Вскрытие лягушки показало, что сердце остановилось на диастоле и было сильно расширено от переполнявшей его крови. Когда я после этого раздражал m. gastrocnemius прерывистым током санного аппарата Дюбуа-Реймона, мышцы, как всегда, вздрагивали. Таким образом, я снова столкнулся с явлением, находившимся в противоречии с данными Бернара о действии роданистого калия.

Предмет этот показался мне достойным исследования, особенно в связи с тем, что размышление о способе действия этого вещества дало парижскому физиологу повод высказать очень важную физиологическую мысль о взаимной независимости способности движения, чувствительности и мышечной возбужденности (Leçons sur les effets etc. s. 361).

Все его данные о действии роданистого калия на животный организм могут быть сведены к следующим положениям:

1) При введении в желудок S_2CyK не вызывает отравляющего эффекта и не оказывает никакого влияния на скелетную мускулатуру (там же, стр. 355).

2) При подкожной инъекции он уничтожает мышечную возбудимость вследствие непосредственного соприкосновения мышц с веществом и не возбуждает, по крайней мере — непосредственно, нервную систему (стр. 356).

3) Воздействие S_2CyK на гладкую мускулатуру делает понятной остановку сердца (стр. 384).

4) Сердце раньше других мышц подвергается воздействию (стр. 365) *.

5) При слабых дозах можно наблюдать легкие произвольные движения после остановки сердца (стр. 351).

6) После остановки сердца раздражение нервов гальваническим током вызывает еще вздрагивание мышц (стр. 351).

7) Чувствительность вначале сохраняется (стр. 355).

8) В дальнейшем подвергаются воздействию двигательные и чувствительные нервы.

Все эти результаты, начиная с указанных в п. 2, получены при введении яда под кожу.

---

* Остается невыясненным, как это может произойти, когда следствием непосредственного соприкосновения мышц с ядом бывает мышечный паралич.

§ 2. Теперь я сопоставлю с этими данными результаты моих экспериментов. Они во многих отношениях противоречат фактам, установленным Бернаром. Я ставил свои опыты на протяжении года над лягушками хотя и давно пойманными, но достаточно крепкими. В качестве яда, вводимого через рот или под кожу, я применял раствор из 0,2 г S_2CyK на 5 см^3 воды; при этом для каждого опыта я брал от 1 до 1,7 см^3 раствора в зависимости от размера животного. Во всех случаях, когда при описании отдельных опытов я не упоминаю о дозе употребляемого для отравления раствора, нужно иметь в виду указанные выше числа. Все лягушки, которым я вводил в рот S_2CyK, погибали самое большее через 3 часа после отравления: по прошествии 3 часов животные уже не реагировали ни на один раздражитель, и лишь в очень редких случаях можно было наблюдать слабое движение сердца (2—5 ударов в минуту). Нервы и мышцы сохраняли еще некоторую возбудимость, когда животное уже полностью лишалось способности реагировать. Чтобы проверить, действительно ли эти ткани сохраняют интактность при этом виде отравления, как утверждает Бернар, я накладывал лигатуру целиком (en masse) на всю верхнюю часть бедра лягушки, исключая ischiadicus; затем вводил лягушке яд через рот и сравнивал возбудимость обоих gastrocnemii по методу Розенталя *.

Чтобы исследовать способность проведения отравленных нервов, я перевязывал лягушке на одной стороне место пониже art. iliaca communis и после отравления сравнивал оба нерва ischiadici, пользуясь методом компенсации нервного тока. Оказалось, что способность проведения нервов на обеих сторонах одинакова, но мышечная возбудимость на стороне отравления была снижена, поскольку при постепенном усилении тока неотравленная мышца неизменно вздрагивала раньше отравленной.

* Relat. Stärke der direct. u. s. w. Molesch. Naturlehre d. Mensch. 3 Band, 11 Heft, 1857.

Эти факты показывают, что первое утверждение Бернара совершенно ошибочно. Роданистый калий, введенный в желудок, убивает животное и снижает возбудимость скелетной мускулатуры.

§ 3. Теперь я позволю себе нарисовать картину отравления при попадании S_2CyK в желудок. При этом выявляются некоторые факты, имеющие большое значение для дальнейшего исследования.

После введения яда в желудок животное производит очень сильные движения вследствие раздражения слизистой оболочки рта. Через несколько минут (время это резко колеблется — от 5 до 40 мин.) лягушка сидит совершенно спокойно с вытянутыми конечностями и производит движения лишь в тех случаях, когда возникают внешние поводы, т. е. под влиянием какого-нибудь раздражителя. В этом состоянии чувствительны все точки поверхности кожи и роговица. Когда рядом с животным стучат по столу, оно закрывает глаза или производит какие-либо другие движения (мы сейчас увидим, что в этом рефлекторном движении, возникающем в ответ на стук, слух тоже принимает участие). Только слизистая оболочка рта полностью теряет чувствительность: можно, например, резать язык лягушке, и она не обнаружит никакой реакции; впрочем, потеря чувствительности слизистой оболочки рта наблюдается тотчас после ее смачивания S_2CyK. Приблизительно через час после отравления все внешние проявления остаются, повидимому, теми же: животное сидит спокойно с вытянутыми конечностями, не производя ни малейшего произвольного движения; однако, когда рядом с животным раздается стук, никаких движений уже заметить не удается; роговица теперь уже совершенно не чувствительна; но если лягушку ущипнуть за переднюю или заднюю лапку, она делает прыжок. Вскоре у некоторых из животных возникают тетанические судороги передних конечностей. В дальнейшем при раздражении кожи рефлекторные движения становятся все

слабее и слабее, пока вовсе не исчезают. При этом можно было бы, мне думается, наблюдать на задних конечностях исчезновение чувствительности кожи в центростремительном направлении, так как смачивание лапы уксусной кислотой не оказывает никакого эффекта, в то время как это же раздражение в области ani вызывает еще рефлекторные движения. У одних лягушек этому состоянию потери реактивности предшествуют частые тонические, у других — едва заметные клонические судороги задних конечностей; в большинстве же случаев эти явления не наблюдаются. После обезглавления животного в этой стадии отравления мне часто удавалось вызывать легкие рефлекторные движения задних конечностей нанесением уксусной кислоты на кожу; однако движения эти совершенно исчезали при повторном раздражении. Чаще всего на вскрытии обнаруживают остановку сердца в диастоле (через 3 часа после отравления) — в состоянии либо обескровленном, либо переполненном кровью. В обоих случаях щипание желудочка пинцетом вызывает стойкое сокращение раздраженного щипком места (чего нельзя было ожидать, если принять точку зрения Бернара на причины остановки сердца); таким образом, после многократных щипков желудочек пребывает в состоянии длительного сокращения. Мышцы [сердечные] и нервы, как было сказано, сохраняют возбудимость. Первые, кроме того, обнаруживают в своих реакциях на раздражение одну особенность: будучи приведены электрическим током в состояние сокращения, они дольше других мышц пребывают в этом состоянии, и возбудимость их очень быстро падает после многократных электрических ударов. Такая реакция сердечной мышцы на раздражение придает ей в этом отношении наглядное сходство со скелетной мускулатурой.

Этот симптомокомплекс ясно показывает, что S_2CyK, введенный в желудок, оказывает воздействие на нервные центры, а именно — в первую очередь на головной и спинной мозг. Кроме того, реакции всех поперечнополосатых мышц в целом свидетельствуют о том, что под действием S_2CyK эти ткани

приводятся в особое состояние, которое, если можно так выразиться, очень близко к состоянию окаменелости. Это сравнение не должно показаться ни на чем не основанным, если принять во внимание все сказанное о реакции мышц на раздражение; несколько ниже смысл этого сравнения разъясняется. Что касается наличия или отсутствия судорог в мышцах конечностей, то я думаю, что сумею объяснить, почему судороги эти появляются при мгновенном проникновении яда в двигательные центры спинного мозга и почему судорог нет при постепенном действии яда. Восстановление рефлекторных движений в задних конечностях после обезглавления отравленного животного может произойти от того, что животное обезглавливается в тот момент, когда двигательные спинномозговые центры еще не полностью освободились от яда.

§ 4. При рассмотрении того своеобразного факта, что нервные центры на всем протяжении от головного до спинного мозга поражаются под действием S_2CyK, мы с необходимостью должны заключать, что и продолговатый мозг также не остается вне влияния, в связи с чем движения сердца известным образом изменяются.

Чтобы приобрести в этом уверенность, я обнажал сердце лягушки, вырезая кусочек грудины, и отравлял животное введением яда в желудок; при этом я прилагал величайшие старания к тому, чтобы тщательно смывать вытекающую изо рта часть раствора во избежание непосредственного его соприкосновения с сердцем. При этом наблюдались следующие явления: приблизительно через 8—20 мин. (максимум) после отравления сердечные сокращения становились неравномерными и тотчас вслед за этим число сердечных ударов падало наполовину или на треть (с 20 и 29 на 10 и 9); затем следовал промежуток (неравномерный по длительности), в течение которого число сердечных ударов все время с небольшими колебаниями снижалось; далее, однако, число ударов поднималось до определенного уровня (5—6 ударов в минуту) и затем на протяжении ряда часов не изменялось.

Имея в виду скептиков, подозревающих, что в этом опыте не исключена была возможность непосредственного соприкосновения яда с сердцем, я произвел другой опыт, а именно: я наблюдал под микроскопом движение крови в плавательной перепонке лягушки, в желудок которой был введен яд; при этом я наблюдал за просветом артерии и считал число биений сердца. На основании этих наблюдений установлено было следующее: через 8—20 мин. после отравления скорость движения крови падает почти до 0, и кровь начинает течь не толчками — она как бы застывает на месте; при этом просвет артерии суживается почти до полного исчезновения. Вскоре, однако, и скорость и просвет снова увеличиваются, но нормы уже не достигают.

Из этих наблюдений с очевидностью следует, что роданистый калий сначала возбуждает продолговатый мозг, потом парализует его; по крайней мере, только этим можно объяснить тот факт, что число сердечных ударов сначала падает почти до 0, а затем возрастает. Однако решающее доказательство приносят следующие эксперименты.

Если у лягушки, которой яд введен через рот, раздражать продолговатый мозг возможно более сильным прерывистым током санного аппарата Дюбуа-Реймона (один элемент Грове в качестве источника тока) в тот момент, когда уже наступила полная нечувствительность роговицы, но когда еще сохранились движения задних конечностей, — то остановки сердца не наблюдается. Точно так же раздражение vagi на этой стадии отравления не оказывает никакого влияния на движение сердца. Должен, впрочем, добавить, что в шести опытах, которые я производил на этих нервах, каждый раз только один из них подвергался раздражению. Хотя против этого можно возразить, что гальванизация одного только vagi не всегда приводит к остановке сердца, все же мне кажется, что число произведенных опытов во всяком случае устраняет это возражение. Тем самым можно считать доказанным факт паралича продолговатого мозга и vagi.

Всякий, кто хотел бы экспериментально убедиться в том, что роданистый калий возбуждает продолговатый мозг, может попытаться отравить лягушку после перерезки или перевязывания vagi; при этом, однако, должны быть приняты меры предосторожности во избежание перенесения выливающегося изо рта яда на соседнюю рану. Избежать этого почти невозможно, и это удерживало меня от проведения подобных опытов. Впрочем, возбуждение продолговатого мозга действием S_2CyK будет в дальнейшем экспериментально доказано другим способом.

После того как установлено возбуждение и паралич продолговатого мозга под влиянием S_2CyK, в ряду явлений, характеризующих сердце отравленного животного, бросается в глаза следующее: возбуждение продолговатого мозга переходит в его паралич, не вызывая остановки сердца.

Этот факт мог бы иметь основание в том, что одновременно с возбуждением продолговатого мозга возбуждаются также нервные клетки мышечной ткани сердца (антагониста продолговатого мозга в отношении движений сердца). Во всяком случае, мы можем говорить о том, что после вызванного воздействием S_2CyK паралича продолговатого мозга число ударов сердца никогда не достигает нормальной величины; на основании наших новейших опытов, относящихся к физиологии движений сердца, это может быть следствием только пониженной деятельности (неполного паралича) нервных клеток сердца. Если это действительно так, то по аналогии с реакцией нервов на раздражение вообще можно почти с уверенностью сделать вывод, что параличу предшествует возбуждение ганглиев сердечной мышцы. Однако мне не удалось экспериментальным путем обнаружить это возбуждение. В опытах, о которых идет речь в § 6 и которые представляют результаты отравления животных после перевязки vagi, я никогда не наблюдал ускорения движений сердца. Точно так же не наблюдал я этого и тогда, когда непосредственно смачивал сердце лягушки очень слабым раствором S_2CyK. Первые из этих

опытов не давали никаких надежных результатов на животных с постоянной температурой, так как перерезка vagi сама по себе весьма значительно ускоряет движения сердца, у лягушки же, как известно, этого не происходит. В силу этого последнего обстоятельства опыты на лягушечьих сердцах, быть может, несколько проигрывают в доказательной силе, но они тем не менее пригодны для показа того, что возбуждение нервных клеток сердца чрезвычайно слабо выражено, если оно вообще имеет место. Все же вопрос этот остается невыясненным. Я воздержался от дальнейших усилий разобраться в причине явления, о котором идет речь.

Что касается сокращения и последующего расширения артерий у отравленных животных, то на явление это надо смотреть как на непосредственный результат возбуждения и паралича продолговатого мозга; ибо Броун-Секар показал *, что раздражение vagi понижает, а перерезка (паралич), напротив, повышает артериальное кровяное давление и тем самым соответственно влияет на просвет артерий.

Я не отвергаю возможности того, что на возникновение этого явления влияет также и действие S_2CyK на вазомоторные нервы; сам я в этой области не экспериментировал.

§ 5. Когда лягушку отравляют введением под кожу роданистого калия, то в картине отравления выступают некоторые особенности, которые следует рассмотреть особо.

Прежде всего обнаруживается полная потеря чувствительности тех участков кожи, которые приходят в непосредственное соприкосновение с ядом; далее наблюдается длящееся вплоть до смерти животного сокращение мышц, смоченных раствором S_2CyK. Когда мы, например, вводим яд в переднюю половину подкожного дорзального лимфатического пространства лягушке, подвешенной вниз головой на вертикаль-

* Des effets de la sect. des n. vagues sur la force du coeur et Nouv. fait rel. a l'arret passif du coeur par la galvaniz. des n. vagues. Gazette méd. de Paris, 1854, № 4.

ной подставке, то раствор приходит в непосредственное соприкосновение с мышцами спины, вследствие чего позвоночный - столб искривляется, выгибаясь в сторону брюшной полости. Это искривление сохраняется до смерти животного.

Другие внешние признаки отравления те же, что и в случаях попадания яда в желудок, с той лишь особенностью, что они быстрее следуют друг за другом.

Но самая отличительная особенность этого способа отравления заключается в том, что движения сердца становятся все более редкими и не позднее чем через час сменяются полной остановкой сердца, в то время как конечности еще долгое время реагируют на раздражение. При этом сердце, переполненное кровью, пребывает все время в фазе диастолы. Если вспомнить, что при введении лягушке яда в рот сердце не всегда останавливается даже по прошествии трех часов после отравления, когда лягушка уже совершенно не реагирует, то разницу между обоими способами отравления нужно признать разительной. Впрочем, в обоих случаях сердце дает одну и ту же реакцию на раздражители: стойкое локальное сокращение раздраженного места. Нервы и мышцы представляют ту же картину, что и при введении яда в желудок: проводимость нервов на обеих сторонах одинакова, а мышечная возбудимость на стороне отравления понижена.

Теперь я попытаюсь объяснить значение перечисленных фактов.

Касаясь, прежде всего, вопроса о том, каким образом исчезает чувствительность кожи в результате ее непосредственного соприкосновения с S_2CyK, я могу лишь сказать, что это исчезновение обусловлено не разъедающим или разрушающим действием яда на кожу (как это наблюдается при воздействии на кожу сублиматов, алкалоидов и минеральных кислот), ибо S_2CyK не вызывает коагуляции белков, не дает никаких осадков с желатиновыми веществами и не вызывает, повидимому, при прикосновении к коже никаких болей, хотя яд этот, несомненно, раздражает слизистую оболочку рта:

я неизменно наблюдал ее покраснение при введении яда в желудок, так же как и обилие слюны в полости рта.

О том, какова природа стойкого сокращения мышц, вызванного смачиванием их раствором S_2CyK и длящегося вплоть до смерти животного, можно судить на основании следующих опытов:

1) Лягушке впрыскивают под кожу в бедро — на одной стороне и в голень — на другой стороне маленькую дозу возможно более концентрированного раствора S_2CyK. Не позже, чем через 1 мин., можно наощупь почувствовать, что мышцы бедра и голени стали тверже, чем соответствующие мышцы на противоположной стороне. Однако тетанус не отмечается, так как конечностям можно было придать любое положение, и они его сохраняли. Через $^1/_2$ часа мышцы становятся более мягкими, хотя они все еще тверже, чем в норме. Что касается их электрических свойств, то через 5 мин. после введения яда мышцы все еще были возбудимы, обнаруживая сильные токи покоя (константная амплитуда колебаний в 30° на круге мультипликатора при 16 000 витках) и сильные отрицательные колебания тока (в отрицательном квадранте—до торможения). Через $^1/_4$ часа после инъекции мышцы уже не были возбудимы, они обнаруживали более слабые токи покоя (константное колебание амплитуды — 50°) и очень слабые отрицательные колебания. По прошествии $^1/_2$ часа оставались лишь токи покоя мышц. N. ischiadicus отравленного бедра через 20 мин. после отравления показал константное колебание амплитуды магнитной иглы в 35° при 32 000 витках в круге мультипликатора и слабое отрицательное колебание тока. Следы последнего можно было наблюдать даже через $^1/_2$ часа.

2) В предельно концентрированный раствор S_2CyK я погрузил два гальванических препарата, в одном случае — с мышцами, в другом — только с нервами. Нерв первого препарата был положен на платиновую пластинку прибора Дюбуа, подводящего ток, что позволило определить тот момент, когда мышцы этого препарата уже больше не реагировали на ток.

Способность мышечного сокращения исчезла через 6 мин. после погружения. Когда на тот же прибор Дюбуа был положен и подвергнут раздражению нерв другого препарата, погруженный в раствор S_2CyK, то мышцы еще вздрагивали, но чрезвычайно слабо.

3) После того, как было установлено то предельное расстояние между спиралями санного аппарата Дюбуа, при котором возбужденные через нерв мышцы одного гальванического препарата еще вздрагивали, мы обильно смочили мышцы этого препарата раствором S_2CyK концентрации 0,2 г на 5 см^3 воды. В результате, как и в предыдущих опытах, появились легкие вздрагивания. Через 3 мин.— при том же расстоянии между спиралями — уже никаких вздрагиваний отметить нельзя было, но как только ток был усилен, вздрагивания возобновились. Через 10 мин. после того, как мышцы были обильно смочены, они находились еще в слегка сокращенном состоянии, даже когда вторая спираль была вплотную приближена к первой. Через 12 мин. после отравления способность мышечного сокращения совершенно исчезла. Мышцы были нормально мягкими.

4) У одной лягушки на обнаженное сердце была нанесена капля предельно концентрированного раствора роданистого калия. Тотчас сокращение предсердия стало более медленным и слабым. Желудочек сократился два раза с видимо нормальной силой, ритм, однако, стал более медленным; затем последовало еще два слабых сокращения и сердце остановилось в положении сокращенного желудочка. На щипки пинцетом сердце не реагировало.

5) Я впрыснул кролику 4 см^3 предельно концентрированного раствора S_2CyK в vena jugularis externa. Наступила почти немедленная смерть в конвульсиях. При вскрытии грудной клетки в сердце совсем не обнаружено было воздуха; мышцы сердца оказались окоченевшими, так же как затылочные мышцы и задние конечности.

Эти опыты показывают, что непосредственное соприкосновение S_2CyK с мышцами не только лишает их возбудимости,

но и умерщвляет их. Но смерти мышц (отсутствию отрицательного колебания тока) предшествует состояние, при котором мышцы не восприимчивы к электрическому раздражению; поскольку это так, постольку справедливо утверждение Бернара о влиянии S_2CyK на мышцы. Но оно в то же время и ошибочно, так как между полной нечувствительностью мышц и их смертью расстояние как от неба до земли: каждый знает, что крайне утомленная мышца также невозбудима. Кроме того, такое состояние возбудимости мышц должно быть очень мимолетным, так как во всех опытах с введением яда под кожу мне ни разу не удалось обнаружить у неповрежденных животных хотя бы одну мышцу, которая, будучи невозбудимой, не была бы одновременно и окоченевшей. Опыты 1 и 3 не идут в счет, так как для этих опытов были использованы отделенные от организма конечности. Дальше я покажу, почему Бернар впал в заблуждение в вопросе о влиянии S_2CyK на мышцы, хотя и ему довелось однажды наблюдать явление мышечного окоченения в результате подкожного впрыскивания S_2CyK.

На стр. 363 он говорит об одной пиявке следующее: «Vous la voyez contournée et contractée insensible aux exitations de la pince électrique». («Вы видите ее искривленной и сморщенной, нечувствительной к раздражениям электрическим пинцетом»). Другой вывод из вышеприведенных опытов заключается в том, что и нервы тоже умерщвляются от непосредственного соприкосновения с S_2CyK, но несколько позднее, чем мышцы. Опыт 4 может уже кое-что дать для решения вопроса об остановке сердца после подкожного введения яда; но этого вопроса я затрагивать не стану.

Опыт, вполне, на мой взгляд, пригодный для того, чтобы показать, как у Бернара возникло ошибочное представление о влиянии S_2CyK на мышцы, таков: я закрепляю лягушку таким способом, что, лежа спиной на дощечке, она в состоянии слегка сгибать конечности во всех суставах. Затем я придаю дощечке вертикальное положение, ставя лягушку

головой кверху. В заднюю половину подкожного вентрального лимфатического пространства впрыскивается S_2CyK обычной дозы и крепости. Должен заметить, что нижняя граница этого лимфатического пространства образуется из чрезвычайно тонкого соединительнотканного листочка. После того как лягушка уже не реагировала ни на один раздражитель, я освобождал ее. Бедра оставались при этом притянутыми к туловищу, точно так же, как в закрепленном состоянии. Мышцы наощупь были очень твердыми, но на голени оставались мягкими, как всегда (в коленном суставе кожа срослась с нижележащими слоями). Обнажив мышцы бедра, я проверил их возбудимость и нашел ее резко пониженной или равной нулю, когда мышцы своими наружными поверхностями положены были на лист со станиолевыми полосами для раздражения. Напротив, эти же мышцы заметно вздрагивали, когда они прикасались к листу внутренними поверхностями. Ясно, что яд проникал к нижней границе лимфатического пространства и одновременно умерщвлял поверхностные слои мышц бедра. После подкожного отравления Бернар всегда проверял с помощью своего электрического пинцета мышечную возбудимость; острия пинцета могли, конечно, касаться только наружной поверхности мышц... Если к тому же принять во внимание слабость раздражения, наносимого этим пинцетом, то нет ничего удивительного, что Бернар нашел мышцы невозбудимыми, когда они еще вздрагивали в ответ на раздражение нервов.

§ 6. Обратимся теперь к сердцу. После того как был установлен факт, что при отравлении через желудочек поражается продолговатый мозг и nn. vagi, мне казалось естественным допустить, что тот же эффект получится и при подкожном отравлении. Итак, я перевязал лягушке оба nn. vagi с прилежащими сосудами; я считал, что, во-первых, почти невозможно перерезать эти нервы, не повредив сосуда, и, во-вторых, что опыту это меньше всего вредит. Затем я отравлял животное введением S_2CyK под кожу в область дорзального лимфатического пространства, обнажал сердце и, когда

животное уже не реагировало ни на один внешний раздражитель, я всегда видел движения сердца. Один раз при перевязанных nn. vagi движения сердца длились в течение $4^1/_2$ часов после отравления; еще в одном случае я наблюдал движения сердца, а один раз я их не видел, но в этом последнем случае ритмические движения появлялись после щипка пинцетом.

Если вспомнить, что при подобном способе отравления сердце не позднее чем через час останавливается, и если сопоставить с этим вышеописанные факты, то никто, я думаю, не усомнится в том, что и здесь продолговатый мозг играет огромную роль в остановке сердца. Но нельзя отрицать также и участия мышечной субстанции сердца, ибо иначе нельзя было бы понять, почему сердце остается в недеятельном состоянии. Если бы остановка сердца была только следствием возбуждения продолговатого мозга, то возбуждение это должно было бы, в конце концов, перейти в паралич, после чего снова восстановились бы движения сердца, как это наблюдается при отравлении через желудок. Опыты 1, 2, 4, 5, описанные в предыдущем параграфе, могли бы дать кое-какой намек на то, в чем собственно заключаются изменения сердечной мышцы, если бы этому не препятствовало постоянное пребывание сердца в состоянии остановки после отравления через желудок. Чтобы устранить эту трудность в объяснении или, по крайней мере, пролить свет на причины различий между обоими способами отравления, я впрыснул в желудок одной очень сильной лягушки 2 см^3 предельно концентрированного раствора S_2CyK, и по истечении часа сердце остановилось в фазе диастолы. Лишь теперь, после того как этим путем доказана количественная разница между обоими видами отравления, становится возможным объяснить стойкую остановку сердца, вызванную подкожным отравлением. Сама по себе остановка обусловлена возбуждением продолговатого мозга, но длительный характер остановки объясняется тем, что к тому времени, когда возбуждение продолговатого мозга

переходит в паралич, сердечная мышца уже почти мертва. Действительно, состояние, в котором находится сердечная мышца, очень близко к окоченению, так как достаточно малейшего раздражения, чтобы перевести это состояние в подлинную окоченелость — иначе нельзя обозначить возникающее под влиянием раздражения стойкое сокращение желудочка. Кроме того, об этом же свидетельствует реакция на раздражение всех мышц, отравленных S_2CyK, и особенно сходство этой реакции с окоченением желудочка сердца, обусловленным смачиванием его раствором роданистого калия и описанным в опыте 4 в предыдущем параграфе.

Если принять во внимание все сказанное об остановке сердца, то можно считать доказанным, что третье положение Бернара ошибочно.

Мы видели, что, когда сердце останавливается, мышцы его еще возбудимы и, далее, что инициатива этой остановки принадлежит возбуждению продолговатого мозга.

Ошибочны также данные Бернара о времени исчезновения чувствительности, ибо из §§ 3 и 5 ясно, что чувствительность кожи при обоих видах отравления исчезает раньше, чем двигательные способности животного, если это разрушение не обусловлено непосредственным соприкосновением кожи с ядом. В этом случае чувствительность утрачивается одновременно с двигательной способностью мышц, смоченных S_2CyK.

Прочие данные, полученные знаменитым физиологом о действии S_2CyK, правильны. К сожалению, у меня нет времени для дальнейшего изучения вопроса о влиянии этого вещества на животный организм.

В заключение я должен выразить свою сердечную благодарность Лейпцигскому профессору Функе, доброта которого помогла мне выполнить эту работу.

МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ БУДУЩЕЙ ФИЗИОЛОГИИ АЛКОГОЛЬНОГО ОПЬЯНЕНИЯ [3]

§ 1. Как физик, так и химик, изучая явление, т. е. стремясь найти форму зависимости действия от его причин, стараются разнообразить явление тем, что ставят его факторы под различные условия. Только этим путем достигают они всестороннего познания явления, отличают в нем существенное от побочного и находят, наконец, его смысл, т. е. то, что наука называет законом. Физиолог, т. е. физико-химик, имеющий дело с явлениями животного организма, идет, без сомнения, тем же путем. Перерезывает ли он нерв, проводит ли через него электрический ток, морит ли животное голодом, или дает ему яду — везде одна и та же мысль: разнообразить явление, ставя организм, субстрат его, под различные условия. В этом смысле токсикология есть не что иное, как ветвь экспериментальной физиологии, и всякий токсикологический труд хоть сколько-нибудь приносит последней.

В основе предлагаемого сочинения лежит эта мысль. Ею определились содержание и границы его. Труд заключает в себе факты, относящиеся только до опьянения, т. е. скоротечного отравления алкоголем. Для точного исследования явлений хронической отравы, которое могло бы принести науке действительную пользу, время еще не настало. Содержание труда обусловливалось, сверх того, следующим: при определении действия всякого яда должно быть обращено внимание, по возможности, на все отправления организма или, по крайней мере, на все те, где действие его очевидно.

Выполнение этого, предоставленное силам одного, требовало бы чрезвычайно много времени, и потому я был принужден пробелы в своих исследованиях пополнять работами других. Работы эти принимались, однако, не без критики и там, где было нужно и можно, результаты их проверены собственным опытом.

Что касается до выбора предмета, то он обусловливался двумя обстоятельствами: 1) действие алкоголя на животный организм, как известно, очень обширно; следовательно, для изучения его нужно было исследовать почти все *функции*, что давало мне возможность познакомиться в одном и том же труде со многими физиологическими методами исследования; 2) алкоголь в жизни (особенно русской) играет почти ту же роль, что и питательные вещества.

Наконец, неполнота и несовершенство труда обусловливаются или самой сущностью предмета, или недостаточностью существующих метод исследования, или недостатками в аппаратах и животных. Притом читатели, вероятно, будут снисходительнее, если узнают, что это была первая физиологическая работа автора.

§ 2. Действие алкоголя в форме вина на человека известно с глубокой древности. Однако от Хама, наблюдавшего впервые опьянение, до нашего столетия было сделано мало для физиологии этого состояния Древний врач довольствовался тем, что, подметив несколько симптомов опьянения, мог употреблять вино с пользою, как диететическое и лекарственное средство. Сверх того он узнал оттенки действия различных сортов вин и потому давал то красное вяжущее, то мягкое белое, сладкое или кислое, молодое или старое и пр. Для вопросов, почему вино действует на организм так, а не иначе, время тогда еще, разумеется, не настало, и потому естественно, что новая токсикология наследовала от древней не более как симптоматологию опьянения.

Открытие Альбуказисом алкоголя в вине в XII столетии было первым шагом к научному изучению предмета Как

мало, однако, умели воспользоваться этим открытием в научном отношении современники Альбуказиса и следующие за тем три столетия, может показать, например, сочинение об алкоголе, вышедшее в 1493 г. в Бамберге, под заглавием: Wem der Geprantwein nutz sey, oder Schad, und wie er gerecht oder fälschlich gemacht sey*. (Кому вино приносит пользу, кому — вред, и как его можно приготовить правильно или неправильно).

Первый, известный мне, физиологический опыт с алкоголем был сделан в 1664 г. И. Д. Майором Он рассказывает (Mem. anatom. miscell., Kilon, 1669) о собаке, которой был впрыснут в вены очищенный спирт, что она опьянела, но потом оправилась. С его легкой руки начался ряд впрыскиваний в вены то спирта, то вина, то пива, тянувшийся без вариаций до конца XVIII столетия. В этих опытах между именами Эльсгольца, Рих. Лоуэра, Куртена, Ант. де Хейда, Френда и пр., встречаются имена Галлера (Diss. qua experim. circa venen. in var. animal instit. continent Götting. 1753) и Фонтаны (Sur le venin de la vipere, Flor., 1787). Результаты этих исследований были следующие: 1) алкоголь, впрыснутый в кровь, опьяняет животное, если не убивает его, 2) смерть в последнем случае большею частью без конвульсий (один Фонтана говорит противное); 3) при впрыскивании алкоголя в вены опьянение наступает быстрее, чем при введении его в организм через желудок; 4) смерть происходит от свертывания крови (G. Bagliv. Opera, Lugd. Bat., 1745 и Фонтана). Сверх того, в конце прошлого столетия Фонтана (Sur le venin и пр , стр. 439,

---

* В этом сочинении между прочим сказано:

Wer ihn trinkt, der wird alt,
Beleibt er doch alweg jungk gestalt
Den Melancholici er frumpt,
Auch sonderlich er wol bekumpt

[«Кто его пьет, тот стареет, | Сохраняет, однако, молодой вид, | А также отбрасывает меланхолию, | Особенно, когда сильно нализался»]

441, 442, 444, 447, 454 и Vers, über d. Nat. d. thierisch Körpers, a. d. italien. Hebenstreut, Leipz., 1785, стр. 249) и Александр Гумбольдт (Ueber die gereizte Muskeln u. Nervenfasern, 1797—1799, 2 B., стр. 213 и 340) производили опыты с действием алкоголя на нервы и мышцы. Тот и другой приводили эти органы в непосредственное соприкосновение с алкоголем и получили одинаковые результаты — быструю потерю раздражительности в мышцах и нервах, но факты эти объясняли различно. Фонтана утверждает, что алкоголь прямо подавляет мышечную и нервную деятельность; Гумбольдт, напротив, ссылаясь на ежедневные опыты и патологические наблюдения, смотрит на подавление, как на следствие предшествовавшего чрезмерного раздражения (Ueberreizung). На стр. 213 он говорит, что между всеми нервными раздражителями алкоголь занимает одно из первых, если не первое место.

Местное действие алкоголя на слизистую оболочку желудка было уже предметом исследований Морганьи. В своем сочинении De seditione et causa morbis он описывает результат вскрытия желудка у опившегося алкоголем так: «In ventriculi facie interiore ad fundum nigra quaedam puncta occurebant, quasi grana tabaci crassiora, quae paulo attentius cognovi, parva quidem, sed certa esse necrosis indicia; tum paullo superius maculas duas animadverti nigras et quandam prope has rubikundam, quae aliquantum amplior erat, et vera erat, quamvis levissima, exulceratio». («В желудке на внутренней стороне у основания попадаются кое-где черные точки, похожие на плотные зерна табака; их я изучил немного внимательнее. Хотя они и были малы, но с несомненностью указывали на некроз. Несколько повыше обращали на себя внимание два черных пятна, а вблизи и еще выше — яркокрасные пятна, занимавшие более обширное пространство; это бесспорно было изъязвление, хотя и слабо выраженное»).

В начале нашего столетия Биша (Bichat X. Recherches physiologiques sur la vie et la mort, 1800) впрыскивал животным вино в сонные артерии. Следовавшую за тем смерть он выводит из действия алкоголя на мозг, не входя, однако, в рассматривание натуры этого действия. Праут (W. Prout — Thomson, Annals of philos., V, 1815, перев. в Schweiger's Journ. f. Chemie u. Physik, 1815, XV, 47, Beobachtungen über d. Menge des kohlensauren Gases bei d. Ausathm. zu versch. Zeiten und verschied. Umständ.) нашел, что алкоголь, принятый в каком бы то ни было количестве внутрь, уменьшает количество выдыхаемой угольной кислоты. Этим в высокой степени важным наблюдением завершается ряд существенных открытий в пользу решения нашего вопроса. Только в самое последнее время был обнародован новый, не менее важный факт. О нем будет речь впереди. Огромное количество опытов, сделанных с алкоголем со времени работы Праута, есть не что иное, как повторение или вариации старых, но уже с более определенными результатами, ибо самые опыты производились с более определенными целями. В головах начали уже шевелиться вопросы о сущности действия алкоголя. Это движение выразилось прежде всего вопросом: происходит ли опьянение от изменения крови или есть следствие прямого действия алкоголя на нервы. Пока последнее мнение существовало в форме предположения, что действие алкоголя на мозг происходит через блуждающий нерв, первое было вероятнее, ибо оно имело за себя: опьянение при впрыскивании алкоголя в кровь и присутствие его в крови у животных, отравленных через желудок, доказанное Мажанди (Precis èlem. de Physiol. 1825) и Джоном Перси (Experim. researches, Lond., 1839); кроме того — известные в то время изменения крови у пьяниц (кровь вообще жиже и артерийная темнее нормальной). Но с тех пор, как Поммер обнародовал свои опыты (Pommer's Schweiz. Zeitschr., Zürich, 1834, H. 1 «Ueber die Künstl. Berausch» и т. д.), в которых не нашел никаких видимых изменений

крови при скоротечном отравлении алкоголем, и высказал мысль, что в опьянении кровь есть только проводник яда, действующего на нервную систему, мнение это стало правдоподобнее; тем более, что в его пользу говорили те же опыты Перси, который нашел алкоголь в крови, моче, желчи, печени и мозгу, а Тидеманн (его Zeitschr. f. Physiol., B. V, 1833, стр 216-я) в выдыхаемом воздухе *неизмененным*.

Несмотря на это, мысль, что алкоголь действует на кровь, сохранилась. Штейнгейм в своей гуморальной патологии силится доказать, что опьянение есть следствие увеличенного содержания водорода и углерода в крови. Закс (Sachs J.) в своем Handwörterbuch d. pract. Arzneimittellehre все бедствия пьянства выводит из гиперкарбонизации крови. Того же мнения придерживаются в сущности Берндт, Троттер (Berndt, Trotter) и др. Наконец, эта мысль получила, хотя и косвенно, огромную опору в мнении знаменитого Либиха о судьбе алкоголя в организме. Выписываю его слова (Tierchemie, 1846, 3 Aufl., стр. 88-я, 89-я).

«Кроме жира и водоуглеродов, человек имеет в алкоголе спиртных напитков тело, имеющее для его организма то же самое значение, что и безазотные пищевые вещества.

Алкоголь, принятый внутрь в форме вина или других напитков, исчезает в теле человека.

Хотя элементы алкоголя не имеют сами по себе способности соединяться с кислородом при температуре нашего тела и переходить в угольную кислоту и воду, но будучи приведены в соприкосновение с веществами, готовыми окислиться, которые всегда есть в теле, элементы эти получают наклонность к окислению в большей степени, чем жир и другие безазотные вещества.

Положительными опытами доказано, что по умеренном употреблении вина в моче и выдыхаемом воздухе нет определимого количества алкоголя, из чего можно только заключить, что элементы его, соединяясь с кислородом, покидают

организм в форме угольной кислоты и воды. Если притом принять в соображение, что употребление вина уменьшает, в известной (очевидно соответственной содержанию водорода в алкоголе) степени, количество выдыхаемой угольной кислоты (Vierordt), то нельзя сомневаться, что элементы алкоголя могут быть употреблены на дыхание и действительно идут на него».

Читатель догадается из последних слов, что знаменитому немецкому химику нужно было, для полноты системы, дать алкоголю определенное место в ряду пищевых веществ, и потому он приводит опыты (не говоря, впрочем, кто их делал) *с умеренным количеством вина*, забывая, что в этом случае могут получиться в экскретах лишь следы алкоголя, легко могущие ускользнуть от определения при недостатке резких реактивов на это вещество. Как бы то ни было, мысль, нашедшая себе защитника в таком мощном авторитете, не могла остаться без отголоска.

О сочинении, написанном под влиянием воззрения Либиха, будет речь впереди.

В 1843 г. появилось наблюдение К. Г. Мичерлиха («Ueber d. Einwirk. d. Alk. u. Aeth. auf d. thier. Organismus» Berlin. Med. Zeit., 1843, nn° 20, 21) над местным действием алкоголя на слизистую оболочку желудка. Он нашел сморщивание эпителийных клеток, вероятно, вследствие вытягивания из них алкоголем воды, переполнение сосудов слизистой оболочки кровью, кровоизлияния и изменения стенок сосудов. Этим я оканчиваю историческое обозрение того, что было сделано для решения нашего вопроса. Я не упомянул многих старых сочинений об алкоголе, но это потому, что сочинения эти или рассматривают предмет исключительно с патологической точки зрения, или грешат совершенным отсутствием научных тенденций, как, например, везде цитируемое сочинение Макниша, отличающееся лишь странностью титула (Anatomy of drunkness) и красноречивым изображением опьянения и похмелья.

§ 3. ЯВЛЕНИЯ, НЕПОСРЕДСТВЕННО СОПУТСТВУЮЩИЕ ВВЕДЕНИЮ АЛКОГОЛЯ В ЖЕЛУДОК

Ощущение теплоты по всему протяжению слизистой оболочки от рта до желудка. Ощущение это является во рту почти одновременно с моментом прикосновения алкоголя к слизистой оболочке. Далее пауза между ними, повидимому, длиннее (очень несовершенные наблюдения над самим собою). Ощущение во рту выяснено яснее. Оно тем сильнее, чем богаче напиток алкоголем и чем реже он приходит в соприкосновение с слизистой оболочкой рта. У лягушки это ощущение должно доходить до степени страшной боли, потому что она приходит в бешенство от нескольких капель алкоголя в рот. При действии алкоголя на кожу чувство теплоты является не так быстро, как во рту (К. Г. Мичерлих, l. с.). Физиологический смысл всех этих явлений, как и всех ощущений вообще, темен. Все, что может бросить хотя некоторый свет на эти факты, заключается в наблюдении Бильрота, который нашел непосредственное окончание нервных нитей в эпителийных клетках языка у лягушки. Следовательно, по крайней мере, для этого животного, несомненно, что алкоголь во рту приходит в непосредственное соприкосновение с концевым нервным аппаратом (Nervenendapparat). Притом нельзя сомневаться, что в минуту этого соприкосновения является эндосмотический ток воды из эпителийной клетки к алкоголю. Но заключается ли в этом причина рассматриваемого ощущения, сказать, разумеется, нельзя, несмотря на то, что этим объяснялись бы все вычисленные видоизменения этого явления, тем более, что даже чистых аналогий для этого факта не существует.

Усиленное отделение слюны является как при смачивании алкоголем слизистой оболочки рта, так и при введении его через зонд прямо в желудок. Первый случай есть рефлекс с нервов трехраздельного и языкоглоточного на лицевой и слюнные*; пути второго неизвестны. Этим свойством алко-

* Rahn, Zeitschr. f. rat. Med., 1851.

голя можно объяснить то, повидимому, странное обстоятельство, что в очень жаркие дни он утоляет жажду. Последнее я слышал от военных людей, делавших летом большие походы и испытавших это действие на самих себе.

Рвота, по моим наблюдениям, является у собаки иногда непосредственно за введением алкоголя в желудок, и только при больших дозах (свыше 50 $см^3$ 90-процентного алкоголя). Факт этот есть не что иное, как видоизменение опыта Людвига, в котором рвота вызывается через раздражение слизистой оболочки желудка электрическим током в окружности cardiae. У человека рвота является как *кульминационный* пункт опьянения и имеет, вероятно, ту же причину; например, в опьянении горизонтальное положение легче производит рвоту, чем вертикальное, или, по крайней мере, усиливает симптомы, предшествующие рвоте. Впрочем, существуют факты, указывающие на то, что для рвоты раздражение желудка не необходимо, например, рвота при вдыхании паров хлороформа, при впрыскивании рвотного камня в вены и пр.

О влиянии алкоголя на отделение желудочного сока будет говориться ниже.

Местное действие алкоголя на слизистую оболочку желудка не было для меня предметом изучения; следовательно, к вышеприведенным словам Мичерлиха в сущности я не могу прибавить ничего. Приведу только одно наблюдение. Собаке было впрыснуто в прямую кишку 20 $см^3$ абсолютного алкоголя: через несколько часов появились у животного кровавые испражнения.

О влиянии алкоголя на содержимое желудка упоминают лишь для порядка, ибо это вопрос чисто диететический, не имеющий почти никакой связи с опьянением*. В русской

---

* Единственная связь заключается в общеизвестном наблюдении, что натощак алкоголь действует сильнее, чем при полном желудке. Причина этого, вероятно, всякому известна.

диететике это, однако, вопрос очень важный, и между тем для него почти ничего не сделано. Интересны были бы, например, опыты искусственного пищеварения и с всасыванием жира под влиянием алкоголя. Не мешало бы попробовать, как действует сырой яичный белок на алкоголь, только что принятый внутрь, — в какой степени он может замедлить или ослабить всасывание последнего.

§ 4. ПУТИ И БЫСТРОТА ПОСТУПЛЕНИЯ АЛКОГОЛЯ В ТЕЛО

Старинное мнение, что алкоголь действует из желудка прямо на головной мозг через посредство блуждающего нерва, давным-давно опровергнуто опытами алкогольных инъекций в вены, производящих опьянение. Тем не менее эта же мысль, но в более туманной форме, была снова высказана, и не далее как в 40-х годах. Мичерлих (Berl. Med. Zeit., 1843), повторяя опыты Броди с абсолютным алкоголем, нашел, что при введении его в желудок собаки, являются непосредственно затем (иногда через 2 мин.) не возбуждение, как при разжиженном алкоголе, а прямо паралычные явления. Притом он замечает, что алкоголь, не будучи разжижен, не может поступать в кровь, ибо свертывает ее. На этих основаниях Мичерлих допускает двоякий путь действия алкоголя: *симпатический*[1] из желудка на мозг и через посредство кровеносной системы. Что касается до алкогольного возбуждения у собаки, то его, несмотря на уверения Мичерлиха и Орфила (Toxicologie gènerale, 1813—1815, t. II), у нее не существует. Поммер уже в 1834 г. вывел это заключение из всех своих опытов. На стр. 54 вышеприведенного сочинения он говорит: «Животные не представляют, подобно человеку, предшествующего полному опьянению состояния возбуждения, живости, увеличенной мышечной силы, ибо когда на них алкоголь начинает действовать, то это прямо является в форме паралича движения и чувствования». Далее он прибавляет, что период возбуждения в алкогольном опьянении

свойствен, повидимому, только человеку. Первая часть мнения Поммера справедлива для собаки и лягушки не только при поверхностном рассматривании их опьянения, но и при тщательном исследовании изменений главнейших *функций* их тела. Это будет ясно видно из всех моих опытов. Против того, что возбуждение свойственно только человеку, я имею один факт. Знакомый мне г. Ш. взялся проехать на своих лошадях без смены 280 верст во столько же времени, как его родственники, выехавшие вместе с ним, проедут то же пространство на перекладных при обыкновенной почтовой езде. На этом пути г. Ш. поил своих лошадей несколько раз водкой и опоздал против соперников только двумя часами.

Как бы то ни было, периода возбуждения у собаки положительно нет; а следовательно, одна из причин, заставивших Мичерлиха прибегнуть к темной симпатии, падает. В следующих параграфах увидим, что и второе основание, справедливое само по себе, не оправдывает принятия симпатии.

Мажанди (Precis èlem. d. Phys., Paris, 1825) впрыснул собаке в желудок 3 унции алкоголя и узнал обонянием присутствие его в венной крови, in chylo же нет. Из этого он вывел заключение, что алкоголь всасывается венами, а не млечными сосудами. Первая часть этого заключения, как уже выше сказано, была подтверждена Перси, вторую никто не подтвердил опытно, ибо к положительным результатам прийти здесь по малому количеству испытуемой жидкости едва ли возможно.

§ 5. ФОРМА И КОЛИЧЕСТВО ПОСТУПАЮЩЕГО В КРОВЬ АЛКОГОЛЯ

А) *Химическая форма.* Под этим я разумею вопрос, поступает ли алкоголь в кровь измененным в своем химическом составе, или нет. Упомянутые выше наблюдения Мажанди и Перси делают, повидимому, рассматривание этого вопроса

излишним; но недостаточность реактивов, употребленных ими для открытия алкоголя (Мажанди—обонянием, Перси—воспламеняемостью перегона), притом возможность присутствия в крови, рядом с неизмененным алкоголем, продуктов его разложения, говорят противное. В самом деле были прямые опыты, подтверждающие последнее (Bouchardat et Sandras, Ann. de Chimie et de Phys. Oct, 1847). Сверх того в недавнее время (Duchek, «Alkohol im thier. Organismus», Prager Vierteljahrschr, 1853, 3B.) высказаны были новые взгляды на этот вопрос. Обойти их и полемику, вызванную ими, невозможно; и потому приступаю к рассматриванию названных сочинений. Французские ученые отравляли птиц алкоголем через желудок и кровь их подвергали перегонке с прибавлением к ней серной кислоты для освобождения могущей быть в крови уксусной. Иногда не находили в ней ни алкоголя, ни продуктов его разложения, в других случаях как алкоголь, так и $\overline{A}$ [альдегид], но последний в очень малом количестве, потому что реакция перегона была всегда слабокислая.

Духек отравлял животных абсолютным алкоголем через желудок, подвергал их кровь перегонке и в дестилляте всегда находил альдегид (абсолютный алкоголь может, следовательно, в противность мнению Мичерлиха, поступать в кровь) обонянием и восстановлением серебра из его окиси. Это же вещество он определял по запаху в выдыхаемом воздухе, в больших полостных органах и на внешней поверхности желудка. Последний орган, даже вскоре по введении яда, содержит его в себе очень мало. Раз был найден обонянием в полости желудка альдегид. Напротив, алкоголя в крови не было найдено ни разу (автор не упоминает, однако, как он искал алкоголь), равным образом и степеней окисления алкоголя, следующих за альдегидом. Приведя эти факты, убедившись, сверх того, опытом (очень несовершенным, потому что количество перешедшего в воду альдегида не было измерено), что альдегид легче проникает животные

ткани, чем алкоголь, и, наконец, сведя предположения прежних ученых о присутствии в крови пьяных животных алкоголя на то, что они смешивали запах его с запахом альдегида, Духек приступает к заключениям: 1) алкоголь в желудке остается неизмененным, потому что здесь нет таких сильных условий для окисления алкоголя, которые объясняли бы присутствие в крови альдегида в течение столь короткого времени по введении яда в желудок; 2) следовательно, алкоголь и в кровь поступает неизмененным; здесь автор замечает, что вещество это, оставаясь при вступлении в кровь неизмененным, свертывало бы ее, чего не замечается у людей и животных, умерших в опьянении; притом, прикасаясь к крови в раздробленном состоянии, алкоголь находится в очень выгодных условиях для окисления; следовательно, 3) в момент всасывания алкоголя кровеносными сосудами он мгновенно окисляется и переходит таким образом в альдегид.

Далее следуют опыты с впрыскиванием альдегида в кровь и введением его в желудок, причем опьянение то же самое, что от алкоголя, в крови же уксусная и щавелевая кислоты, когда уже нет опьянения. Затем опыт с впрыскиванием $\bar{A}$ в кровь — причем нет опьянения — приводит автора к заключению, что состояние это, начинаясь превращением алкоголя в альдегид, кончается с переходом последнего в $\bar{A}$; присутствие же в крови щавелевой кислоты устраняет всякое сомнение в том, что концом превращений алкоголя в организме бывают угольная кислота и вода.

Эта определенность заключений, основанных на фактах, допускающих уже a priori некоторые возражения, вызвала год спустя оппозиционную работу в Дерпте (D-r Rud. Masing, Ueber die Veränder., welche mit genossen Weingeist im thierisch. Körper vorgehen), произведенную под руководством проф. Бухгейма*. Мазинг, желая, прежде всего, убе-

* Я, к сожалению, не мог достать этой работы и знаком с нею только по реферату в Schmidt's Jahrbücher, 1855.

диться в приложимости принятых на алкоголь и продукты его разложения реакций к тому случаю, где вещества эти дестиллируются вместе с органами животного тела, брал последние от животных, не отравленных алкоголем, и подвергал перегонке. При этом в шейку реторты вставлялся кусок губчатой платины, перед и за которою находилась лакмусовая бумажка. Перегон был всегда нейтральной реакции, которая удерживалась при переходе его через губчатую платину, не редуцировал хромовой кислоты, но восстановлял серебро из его окисла. Органы и кровь отравленных алкоголем животных подвергались перегонке спустя различное время по введении в организм яда. Для освобождения могущей быть в них уксусной кислоты, к дестиллируемому всегда прибавлялось несколько капель серной. Во всех случаях перегон был перед платиной нейтральной реакции, за нею же кислый, притом всегда превращал хромовую кислоту в окись хрома, серебро же восстановлял не во всех случаях резко. Результаты этих опытов ясны: восстановление серебра дестиллятом крови пьяных животных не доказывает необходимо присутствия в ней альдегида. Уксусной кислоты в крови животных ни в каком периоде опьянения и после него нет. Притом выдыхаемый воздух и моча, по Мазингу, имеют положительно запах алкоголя, а не альдегида (по Духеку, моча пьяных животных распространяет эфирный запах). Общее заключение из этих выводов то, что алкоголь проходит через кровь неизмененным, следовательно, причину опьянения должно искать в особенном действии его на нервную систему. Всматриваясь в эти опыты, легко заметить, что положение Духека об альдегиде не опровергается ни одним из них вполне, и только наблюдение, что выдыхаемый воздух заключает пары алкоголя (определено обонянием), а не альдегида, положительно говорит против этого мнения.

Желая устранить для себя всякие сомнения в этом отношении и вместе с тем убедиться, что $\overline{A}$ не был находим Мазингом не по причине малого количества поступающего из желудка

в кровь алкоголя, я предпринял следующие опыты: артерийная и венная кровь собаки собиралась в различных трубках вне соприкосновения с воздухом, над ртутью. Дефибринировалась взбалтыванием. Затем в трубки вводился настолько разжиженный алкоголь (на 1 ч. 90% алкоголя около 8 ч. воды), чтобы не свертывалась кровяная сыворотка. На 100 ч. крови я вводил около 9 ч. этой смеси, так что на 200 см^3 первой приходилось 2 см^3 90% алкоголя. В крови пьяных животных такого процента алкоголя, конечно, нет, следовательно, в этих опытах открыть продукты разложения его было легче, чем имея дело с кровью пьяных животных. Смесь крови с алкоголем подвергалась перегонке различное время спустя по смешении (maximum 12 часов). Уксусной кислоты (реакция на нее: нейтрализование дестиллята углекислым натрием и приливание его к раствору хлористого железа) ни разу не найдено. Дестиллят нейтральной реакции, с алкогольным запахом, *мгновенно* изменяющимся при раскислении хромовой кислоты (при этом алкоголь переходит в альдегид). Обращаю особенное внимание на это мгновенное изменение запаха, ибо я не замечал его при раскислении хромовой кислоты альдегидом. Тем не менее, сознавая шаткость и этой реакции, я не смею отрицать вполне существования альдегида в крови пьяного животного. Можно лишь положительно сказать, что его, равно как и уксусной кислоты (из всех исследователей один Бушарда нашел последнюю в крови пьяного животного), должно быть чрезвычайно мало. Следовательно, *наибольшая масса алкоголя поступает в кровь и остается в ней без химического изменения*. И опьянение, конечно, должно быть сведено на присутствие этой неизмененной массы вещества.

В) *Физическая форма*. Только что высказанные слова снова вводят экспериментатора в то раздумье, которое заставило Мичерлиха прибегнуть к симпатии, лишь бы избежать необходимости принять переход абсолютного алкоголя в кровь. Теперь сделать этого нельзя, потому что последний факт уже положительно известен.

На решение вопроса, в какой форме должен поступать абсолютный алкоголь в кровь, чтобы не свертывать ее, я был наведен случайно. Желая раз впрыснуть собаке абсолютный алкоголь в желудок, я ненамеренно ввел ей зонд в дыхательное горло, и заметил это лишь при начале впрыскивания. Зонд был вынут и собака освобождена, когда уже в легком находилось около 1 см^3 абсолютного алкоголя. Животное пыталось бежать, но не могло стоять на ногах, и упало. Параличное состояние продолжалось не более 1 мин., по истечении которой оно также мгновенно оправилось. Желая получить такое короткое опьянение у кролика, я сделал ему трахеотомию и через вставленную в рану трубочку впрыснул 0,5 см^3 абсолютного алкоголя с таким же количеством воды. Опьянение не наступило через 5 мин. Новая и такая же, как первая, инъекция — тот же результат. Впрыснуто 0,5 см^3 алкоголя без воды — мгновенное параличное состояние и смерть через 20 мин. Факты эти не могут быть объяснены только тем, что поверхность легких легче всасывает жидкости, чем желудок, ибо условия легкости всасывания алкоголя как жидкости, конечно, на стороне разведенного, а не абсолютного алкоголя. Дело другого рода, если принять, что эта жидкость всасывается легче в форме паров; тогда приведенные факты совершенно понятны. В возможности этого для легких, вероятно, никто не сомневается уже на основании аналогии с всасыванием ими паров эфира и хлороформа. Кроме того, я и служитель при химической лаборатории Берлинского патологического института пробовали вдыхать пары алкоголя, конечно, сильно разведенные воздухом. Мы оба начали ощущать припадки опьянения не более как через 2 мин. Замечу мимоходом, что у меня пары эти производили в полости рта ощущение особенного сладковатого вкуса, вероятно, вследствие того, что алкоголь в этом случае проникал эпителий в очень раздробленной форме. Существующее для легких я переношу на желудок на том основании, что в этом органе почти всегда есть газы (нет только в случае переполнения его пищей), следовательно,

почти всегда существуют условия для образования паров летучих жидкостей. Чтобы убедиться в этом, стоит припомнить, как часто по введении в желудок спиртных напитков (сильно разжиженный алкоголь) является затем отрыжка, т. е. выбрасывается из желудка воздух, и что он всегда бывает богат парами алкоголя. Всасывание же их стенками желудка, несомненное a priori, подтверждается следующей аналогией: эфир в желудке всегда обращается в пары и всасывается, и очень быстро. Нечего, кажется, и доказывать, что в этой форме алкоголь приходит в соприкосновение с кровью в более раздробленном состоянии, чем в том случае, если проникает стенки сосудов в форме жидкости. Тем не менее я не смею отрицать возможности последнего. Может быть, самое проникание через поры стенок есть уже достаточное раздробление, чтобы не происходило свертывания белка. Опытов для решения этого вопроса я не делал, а они возможны, разумеется, не в очень тонкой форме. Например, если взять трубку, с одного конца завязанную животной перепонкой, а с другого могущую быть совершенно плотно закрытой, наполнить ее определенным по объему или весу количеством кровяной сыворотки, взвесить вместе с содержимым и, погрузив ее концом с пузырем в абсолютный алкоголь, постоянно двигать в нем, при этом наблюдать момент, когда сыворотка начнет мутиться. Взвесив тогда (прохождение белка через животную перепонку почти или $=0$) трубку cum sero, получим количество алкоголя, потребное для свертывания данного количества кровяной сыворотки. Меньшие против этого количества алкоголя могут служить, так сказать, мерилом степени раздробления его.

Количества алкоголя в крови, нужного для опьянения, определить нельзя, ибо при инъекциях его в вены было наблюдаемо (Духек), что степень опьянения зависит не только от количества впрыскиваемого алкоголя, но и от быстроты, с которою производится инъекция. Вышеприведенное наблюдение над собакой, которой был случайно впрыснут алкоголь в легкие, и следующие затем опыты с кроликом подтверждают

это; притом показывают, что для мгновенного опьянения нужно очень мало яда в сравнении с массой крови, лишь бы количество это поступило в нее разом. Этим могут быть объяснены случаи опьянения, длящегося 1, 2 и более суток (я сам был свидетелем случая, когда это состояние продолжалось более 24 часов, несмотря на 12-часовой сон), для которых, как известно, необходимо сильное наполнение желудка алкоголем. В пользу этого говорит, наконец, и то обстоятельство, что у опившихся при вскрытии (следовательно, всегда позже, чем через 24 часа по принятии алкоголя) в желудке всегда есть алкоголь.

§ 6. ДЕЙСТВИЕ АЛКОГОЛЯ НА КРОВЬ

Кровь пьяного животного представляет для невооруженного глаза, в случаях очень сильного опьянения, только одно изменение: цвет артерийной крови темнее обыкновенного, но все-таки далек от цвета венной. Для вооруженного глаза жидкость эта изменений не представляет (Бёкер). При сильном опьянении животного кровь его имеет алкогольный запах (объяснение в предыдущем параграфе).

Чтобы получить хотя некоторое понятие о причинах потемнения цвета крови у пьяных животных, я смешивал артерийную кровь с алкоголем в форме паров и жидкости; в последнем случае брал или абсолютный, или настолько разжиженный алкоголь, чтобы не происходило свертывания крови. При первых двух способах смешения цвет крови темнел, при последнем нет, или по крайней мере так незначительно, что изменение не было заметно для глаза.

Потемнение цвета не зависит, повидимому, от свертывания белка алкоголем, ибо для произведения этого явления достаточно очень небольшого количества паров алкоголя в сравнении с массой крови. Не зависит также от выделения кислорода, ибо кровь смешивалась с алкоголем в трубке над ртутью, вне соприкосновения с воздухом.

Изменившаяся таким образом кровь, будучи взбалтываема с воздухом, выделяет пары алкоголя и становится светлее, но даже после получасового взбалтывания, когда нос не ощущает более запаха алкоголя, не достигает нормального алого цвета.

Обстоятельства эти, повидимому, указывают на химическое соединение алкоголя с кровью. Но соединение это если и существует, то должно быть очень слабо, ибо может быть разрушено, если выпаривать кровь при обыкновенной комнатной температуре в безвоздушном пространстве. Конечно, сказать, что при этом алкоголь может быть *удален вполне*, нельзя, ибо для этого нужно количественное определение его в перегоне при данном [количестве] в крови — вещь невозможная, пока химия не определит точно натуру и свойства летучих веществ, выделяющихся из крови при выпаривании ее, и не научит отделять от них количественно алкоголя. Прежде же всего здесь должен быть решен вопрос, может ли алкоголь быть удален из свернутого им белка вполне или нет.

Как бы то ни было, из всего, до сих пор сказанного, ясно, что алкоголь должен действовать на кровяной пигмент.

Отсюда до действия его на кровяные клетки и проистекающих оттуда беспорядков в дыхании — один шаг.

Мысль, что алкоголь уменьшает способность крови поглощать кислород — не новая. Ее высказал Троттер уже в 1820-х годах; но у него она была не более как предположение, явившееся из поверхностного наблюдения над потемнением цвета артерийной крови у пьяных животных. То же и у Бёкера (Beitr. z. Heilk., Gref., 1849, I B., p. 277). Попытка доказать это фактически явилась в 1856 г. Гарлей («On the cond. of oxyg. abs. into the blood during respir.», Philosoph. magaz. a. journ., vol. XII, n° 81, и «Notes of three lect. on the physiologic. action of Strychnia», Lancet, 1856, n° 24) * нашел,

* Из цитируемых двух английских журналов я, к сожалению, мог достать только Lancet, где говорится лишь о влиянии стрихнина на кровь. Но нет сомнения, что опыты Гарлея над влиянием алкоголя на поглощение кислорода кровью производились тем же способом, как и опыты его со стрихнином.

что многие наркотические яды (стрихнин, бруцин, синильная кислота и пр.) и между ними алкоголь имеют свойство уменьшать способность крови поглощать кислород и выделять угольную кислоту. К этому он был приведен следующими опытами. Свежая кровь взбалтывалась с атмосферным воздухом до насыщения ее кислородом и делилась на 2 порции, из которых к одной прибавлялось яду. Обе порции вводились потом в градуированные трубки *с равным объему крови количеством атмосферного воздуха* (так по крайней мере нужно понимать темные слова оригинала «then introduced (the blood) into a graduated glass vessel with 100 per cent. of ordinary air»; о давлении и температуре газа — ни слова). Трубки эти плотно закупоривались и оставлялись в умеренной температуре на 24 часа, при этом часто взбалтывались. По истечении означенного времени газы в трубках анализировались по способу Бунзена. Вот для примера один из его опытов.

	Нормальный состав воздуха	Воздух неотравленной крови	Воздух отравленной крови
O	20, 96	11,33	17,82
CO_2	0,002	5,96	2,73
N	79,038	82,71	79,45

Из таких опытов автор очень наивно выводит заключение, что, вероятно, смерть при отравлении стрихнином зависит от того, что кровь теряет способность ассимилировать кислород. Согласиться с этим, к сожалению, нельзя по двум очень важным причинам:

1. Желая узнать судьбы составных частей воздуха, оставленного на 24 часа в соприкосновении с кровью, автор должен был прежде всего определить изменение объема всей массы введенного воздуха и потом сличить абсолютные числа (не процентные) для составных частей его между собою. Не сделав этого, автор впал в ошибку, делающую результаты его опытов негодными. Для объяснения сказанного может служить следующий пример:

Положим, вместе с кровью было введено 10 частей атмосферного воздуха. Их состав следующий:

O	2,096
CO_2	0,0002
N	7,9038

Положим, что объем введенного воздуха по истечении 24 часов увеличился и равен 11 частям (доказательств на то, что объем воздуха должен остаться неизмененным, нет). Из этого воздуха для анализа взято 5 частей. Их состав следующий:

O	0,5665
CO_2	0,298
N	4,1355

Тогда в 10 частях этого воздуха:

O	1,133
CO_2	0,596
N	8,271

а в 11 частях:

O	1,246
CO_2	0,655
N	9,099

Нечего, кажется, и доказывать, что в данном примере лишь последние числа могут указать на то, что сделалось с кислородом, угольной кислотой и азотом введенного воздуха.

2. Положим, что автор не сделал бы изложенной ошибки. И тогда его заключение неверно, ибо кровь, оставаясь при умеренной температуре 24 часа в соприкосновении с воздухом, начинает гнить, следовательно, в данном случае поглощение кислорода и выделение угольной кислоты суть акты совершенно отличные от тех, которые происходят в легких при дыхании. Единственные вероятные заключения из этих опытов те, что некоторые яды, и между ними алкоголь, будучи прибавлены к крови, замедляют гниение ее.

Владея абсорбционным аппаратом Лотара Мейера («Die Gase d. Bluts», Henle u. Pfeuf. Zeitschr. f. ration. Med., 1857, VIII), я имел возможность произвести опыты относи-

тельно влияния алкоголя на способность крови поглощать кислород, в их настоящем смысле. Метóда эта слишком известна, чтобы распространяться о ней. Считаю нужным лишь упомянуть о том, что в 1-м опыте кислород, введенный в аппарат, измерялся до абсорбции в газовой трубке, т. е. клещи, отделяющие ее от кровяного реципиéнта, были закрыты. В других же опытах они открывались тотчас по введении газа, следовательно, объем его, перед абсорбцией и после нее, измерялся от уровня крови в реципиенте до уровня ртути в газовой трубке. Смысл этого тот, что в quasi-безвоздушном пространстве кровяного реципиента всегда остаются следы газа, вводящие, конечно, ошибку, хотя и незначительную, в результаты опыта. Стояние ртути в аппарате определялось не в воздухе, как у Мейера, а в большой водяной ванне со стеклянной стенкой, через которую производилось считывание. Алкоголь вводился в аппарат следующим образом: дно мейерова сосуда для крови вытягивалось в трубку, которая связывалась каучуком с маленьким градуированным и калиброванным сосудом для алкоголя. Связь между ними прерывалась клещами. Производство опыта было следующее: маленький сосуд с надвинутой на его шейку каучуковою трубкою наполнялся обезвоженным алкоголем и согревался до кипения жидкости, во время которого поверх шейки сосуда накладывались на каучуковую трубку клещи. Таким образом получался безводный и несодержащий газов алкоголь. Частью каучуковой трубки поверх клещей надвигался алкогольный реципиент на вытянутое в трубку дно сосуда для крови. Последний наполнялся кровью, из которой обыкновенным образом были удаляемы газы. Когда последняя операция была кончена и сосуд для крови заперт, он оборачивался дном кверху. Ясно, что при этом сосуд с алкоголем был отделяем от пустого пространства над кровью только клещами. Если удалить последние (стенки каучуковой трубки в месте, где лежали клещи, тогда спадаются вследствие давления наружного воздуха, но это спадение можно преодолеть прилич-

ным давлением пальцами), то алкоголь начинает испаряться и по падению его в калиброванном сосуде можно узнать количество введенного алкоголя. Чтобы избегнуть свертывания крови, которое, конечно, вредило бы чистоте опытов, нужно вводить алкоголь очень постепенно и при образовании мутности на поверхности крови тотчас остановиться.

Опыты производились над собачьей кровью. В первом — кровь из наружной яремной вены, в двух других — артерийная [табл. 1].

Чтобы сделать понятными для читателя противоречия этих опытов, считаю нужным указать на неизбежные ошибки в них при существующей методе исследования.

Трудами Лотара Мейера окончательно установлено, что кислород, поглощаемый кровью, входит в род химического соединения с шариками ее. Отсюда необходимо вытекает, что количество поглощаемого кислорода прямо пропорционально массе кровяных шариков в данном объеме крови. В опытах с поглощением газов кровью жидкость эта прежде всего освобождается от находящихся в ней газов посредством воздушного насоса. Выкачивание газов, продолжающееся часов около двух (если объем крови, кипящей во всех точках своей поверхности, около 100 см^3, а объем пустого пространства над кровью вдвое больше), необходимо сопряжено с потерями воды из крови через выпаривание. Ясно, что потеря эта делает кровь сравнительно обильнее кровяными шариками, чем она была до выкачивания газов. Величина потери воды может быть приблизительно определена и вознаграждена; но там, где это, как в наших опытах, невозможно, две порции одной и той же крови становятся после выкачивания газов неравными величинами по содержанию кровяных шариков. Отсюда колебания в величинах поглощаемого кислорода для одной и той же крови.

Привожу, для примера, два собственных опыта (на это обстоятельство еще никем не было обращено внимания) с влиянием потери воды на величину абсорбции. Для этого

[Таблица 1]

			Объем крови в см³	Наблюдаемый объем кислорода в см³	Его температура в °Ц	Давление в мм	Объем кислорода, сведенного на температуру 0° и давление = 1 м	100 частей крови поглотили частей кислорода
1-й опыт	Без алкоголя	Перед поглощением	98,784	79,709	26	0,651	48,103	9,918
		После поглощения	98,784	117,31	23	0,354	38,305	
	0,4 см³ алкоголя	Перед поглощением	97,584	84,745	22	0,716	56,500	8,470
		После поглощения	97,584	121,59	22	0,426	48,232	
2-й опыт	Без алкоголя	Перед поглощением	83,767	124,44	19,75	0,4894	56,805	11,490
		После поглощения	83,767	118,54	19,75	0,4249	46,980	
	0,7 см³ алкоголя	Перед поглощением	71,211	190,29	19,75	0,7934	140,82	9,549
		После поглощения	71,211	187,60	19,75	0,7659	134,02	
3-й опыт	Без алкоголя	Перед поглощением	71,131	132,11	18	0,4643	57,548	9,777
		После поглощения	71,131	128,00	18	0,4213	50,593	
	0,7 см³ алкоголя	Перед поглощением	64,01	152,39	18	0,5263	75,245	12,591
		После поглощения	64,01	148,17	18	0,4833	67,184	

одна и та же дефибринированная кровь делилась на две порции. В одной из них потеря воды по удалении газов вознаграждалась, в другой нет. Величина потери определялась взвешиванием трубки с хлористым кальцием, находящейся между кровяным реципиентом и воздушным насосом, перед выкачиванием газов и после того. Вознаграждалась же величина потери точно таким образом, как производилось отравление крови алкоголем, с тою, разумеется, разницею, что здесь придаточный сосуд был наполнен не алкоголем, а прокипяченною перегнанною водою [табл. 2].

К изложенному источнику ошибок в опытах с абсорбцией газов, влияющему, конечно, на результаты опытов с алкоголем, присоединяется еще то обстоятельство, что при выкачивании газов из крови нет абсолютно верных критериев для суда, освобождена ли она от кислорода вполне.

Эти два обстоятельства, взятые вместе, делают колеблющиеся результаты опытов с алкоголем понятными. Они указывают, что количество поглощаемого кровью кислорода не изменяется от прибавления к ней алкоголя даже в дозах (во 2-м и 3-м опытах количество алкоголя составляет 1% объема крови), превышающих те, которые могут находиться в этой жидкости у пьяного животного.

§ 7. ПУТИ И ФОРМА ВЫХОЖДЕНИЯ АЛКОГОЛЯ ИЗ ОРГАНИЗМА

Могущих быть экспериментально доказанными путей выхождения алкоголя из организма два — легкие и почки. Для кишечного канала это едва ли возможно, по причине многочисленности содержащихся в нем летучих веществ; определение же алкоголя в отделениях кожи решительно невозможно, вследствие непобедимых трудностей собирания всей массы этих отделений. На этом основании попытка вывести отношение между потребленным и выделенным количеством алкоголя была бы в настоящее время бесплодным трудом.

Выделение алкоголя легкими было впервые доказано Тидеманном. Он ощущал запах его в выдыхаемом воздухе

[Таблица 2]

			Объем крови в см³	Наблюдаемый объем кислорода в см³	Его температура в °Ц	Давление в мм	Объем кислорода, сведенный на температуру 0° и давление =1м	100 частей крови поглотили частей кислорода
1-й опыт	Потеря воды не вознаграждена	Перед поглощением	76,021	152,17	17,5	0,6024	86,149	16,882
		После поглощения	76,021	145,57	17,5	0,5359	73,315	
	Потеря воды вознаграждена	Перед поглощением	73,849	135,20	17,5	0,5094	64,577	15,570
		После поглощения	73,849	128,68	17,5	0,4389	53,078	
2-й опыт	Потеря воды не вознаграждена	Перед поглощением	67,255	138,93	18,6	0,5163	67,156	9,590
		После поглощения	67,255	135,56	18,6	0,4783	60,705	
	Потеря воды вознаграждена	Перед поглощением	67,203	181,52	18,6	0,6507	110,59	9,334
		После поглощения	67,203	178,78	18,6	0,6232	104,31	

собаки, которой вещество это было впрыснуто в вены. После него никто не занимался опытным решением этого вопроса. Против опыта Тидеманна в самом неблагоприятном случае могло бы быть сделано лишь одно возражение: место инъекции алкоголя от рта животного не так далеко, чтобы пары нескольких, случайно пролитых при впрыскивании, капель жидкости не могли распространиться до носа наблюдателя. Чтобы устранить и такое возражение, я делал следующие опыты: собаке вскрывалось дыхательное горло и в рану плотно ввязывалась согнутая под прямым углом трубка, так что воздух при дыхании мог двигаться только по ней. Этой трубкой животное связывалось с маленьким аппаратом, которого клапаны отделяли путь вдыхаемого воздуха от выдыхаемого. Первый шел по длинной эластической трубке, чтобы удалить место вхождения его от рта животного. Выдыхаемый же воздух проходил через 2 трубки с плавленным хлористым кальцием. Животному вводился алкоголь в желудок, в комнате соседней с тою, в которой находились описанные аппараты, затем животное быстро соединялось с ними. По окончании опыта хлористый кальций из обеих трубок подвергался перегонке отдельно. В первой, т. е. ближайшей к животному, всегда был находим алкоголь посредством хромовой кислоты, во второй нет. Ясно, что этот алкоголь выходил из легких, а не из рта собаки, ибо в последнем случае было бы противное. В моче я не определял алкоголя химически, но раз ощущал в этой жидкости его запах. В этом опыте и наблюдении, равно как и в упомянутых выше наблюдениях по этому предмету, находится ответ и на то, в какой форме покидает алкоголь организм.

§ 8. ИЗМЕНЕНИЯ ВЫДЫХАЕМОГО ВОЗДУХА У ПЬЯНЫХ ЖИВОТНЫХ

Воздух, выдыхаемый пьяным животным, сверх содержащихся в нем паров алкоголя, представляет изменение в смешении своих нормальных составных частей. Изменение это

(относительно количества выдыхаемой угольной кислоты) было уже, как выше сказано, предметом исследования Либиха. Опыты его повторены Фирордтом, получившим те же результаты, что и английский ученый. Так как и методы исследования

[Таблица 3]

Время наблюдения		Пульсы	Числа выдыханий	Количества CO_2 в см³, сведенные на 37°Ц и 336 мм давления	Количество CO_2 на 100 частей выдыхаемого воздуха	Замечания
		В 1 мин.				
1-й опыт	10 ч. 00 мин.	70	11		4,60	В 10 ч. 30 мин. 1 кружка вина.
	10 » 40 »	33	13		4,63	
	11 » 30 »	78	13		4,17	
	12 » 11 »	81	12		4,40	
	1 » 35 »	84	12		4,00	
2-й опыт	5 » 40 »	69	11		4,40	В 5 ч. 50 мин. 3 кружки крепкого вина.
	6 » 17 »	86	10		4,45	
	7 » 00 »	85	10		3,85	
	7 » 34 »	88	10		3,88	
3-й опыт	10 » 11 »	66	12	286,13	4,63	В 10 ч. 15 мин. бутылка легкого белого вина.
	10 » 49 »	75	12	255,73	4,13	
	11 » 29 »	76	11	247,14	4,13	
	12 » 12 »	81	10	205,63	3,78	
4-й опыт	9 » 36 »	75	13	297,57	4,35	В 10 ч. бутылка вина.
	10 » 19 »	68	11	267,53	4,39	
	10 » 52 »	68	11	260,03	4,52	

у обоих одинаковы, то я привожу числа, полученные последним, как более новые. По известности, которою пользуется работа Фирордта над дыханием (Physiol. d. Athm. u. s. w. Karlsruhe, 1845), считаю лишним входить в описание его метóды [табл. 3].

Заключения из этих опытов находятся [в работе Фирордта] на стр. 97. Абсолютное количество CO_2 уменьшается во всех случаях; то же и относительное, за исключением последнего опыта.

На незначительное увеличение относительного количества угольной кислоты тотчас по принятии алкоголя не обращено внимания, потому что величины эти лежат в пределах ошибочности наблюдений.

Бёкер (Beitr. z. Heilk., 1849) также изучал влияние алкоголя на состав выдыхаемого воздуха. Угольную кислоту он определял в сущности тем же способом, что и Фирордт (поэтому считаю излишним приводить его числа), и получил те же результаты, т. е. абсолютное и относительное уменьшение этого газа в выдыхаемом воздухе, или, как он сам выражается на стр. 254: «ослабление как интенсивности, так и экстенсивности процесса дыхания».

Метóда, которою Бёкер определял изменения в количестве выдыхаемой воды, очень удовлетворительная, по словам самого автора, не описана в приведенном сочинении. На стр. 71 он обещал изложить ее в своем будущем сочинении (Anleit. zur quantit. Analyse d. thier. Flüssigk.), но сочинения до сих пор не явилось.

Уже одно это обстоятельство способно поколебать самую твердую веру в числа автора, тем не менее я привожу их как длинную таблицу заблуждений [табл. 4].

Результатам этих опытов, т. е. что употребление алкоголя не увеличивает количества выдыхаемой воды, автор придает особенное значение, потому что ими, по его мнению, окончательно опровергается либиховское воззрение на судьбы алкоголя в организме.

Далее увидим, насколько был прав автор в оценке своих результатов.

За работою Бёкера следует, по времени, сочинение Духека.

Разбор его доведен был до того пункта, где автор из присутствия щавелевой кислоты в крови пьяного животного заключает об окончательном разложении алкоголя на угольную кислоту и воду. Естественно, повидимому, было искать их в выдыхаемом воздухе. Упомянув о том, что Фирордт нашел уменьшение количества выдыхаемой CO_2, а Бёкер то же

[Таблица 4]

	Время наблюдений	Число пульсов	Число выдыхов	Количество выдыхаемой воды в г	Замечания
		в 1 мин.			
1-й опыт	10 ч. 20 мин.	69	20	0,226	7 ч. 25 мин.—1,5 ложки спирта
	» 25 »	69	20	0,196	8 » 22 » —1 ложка »
	» 30 »	68	20	0,254	9 » 30 » —1 » »
	» 35 »	—	20	0,218	10 » 50 » —1 » »
	» 40 »	65	20	0,264	11 » 05 » —1 » »
	» 55 »	64	20	0,222	
	11 ч. 0 »	61	20	0,328	
	» 15 »	60	20	0,308	
	» 20 »	60	20	0,300	
	» 25 »	60	20	0,250	
	После обеда				
	2 ч. 0 мин.	60	18	0,240	1 ч. 50 мин.—1 ложка спирта
	» 6 »	60	18	0,180	2 » 12 » —1 » »
	» 10 »	60	18	0,230	3 » 0 » —2 ложки »
	» 15 »	60	18	0,260	3 » 10 » —1 ложка »
	» 22 »	60	18	0,280	
	» 50 »	60	18	0,260	
	» 55 »	60	18	0,290	
	3 ч. 2 »	60	18	0,290	
	» 15 »	60	18	0,334	
	» 50 »	60	18	0,316	
2-й опыт	9 ч. 40 мин.	74	20	0,249	4 ч. 38 мин.—2 ложки спирта
	10 » 0 »	74	20	0,254	5 » 15 » —2 » »
	» 5 »	74	20	0,280	6 » 5 » —2 » »
	» 10 »	74	20	0,286	7 » 40 » —2 » »
	» 15 »	74	20	0,280	10 » 22 » —2 » »
	» 28 »	70	20	0,280	11 » 10 » —0,5 » »
	» 36 »	70	20	0,260	11 » 50 » —1,5 » »
	» 50 »	68	20	0,310	
	» 57 »	68	20	0,338	
	11 ч. 10 »	68	20	0,270	
	После обеда				
	3 ч. 11 мин.	77	20	0,312	2 ч. 5 мин.—2 ложки спирта
	» 30 »	76	20	0,300	3 » 0 » —2 » »
	» 36 »	76	20	0,282	3 » 57 » —2 » »
	» 45 »	76	20	0,322	4 » 35 » —2 » »
	» 50 »	80	20	0,276	
	4 ч. 20 »	83	20	0,280	
	» 25 »	83	20	0,250	
	» 30 »	83	20	0,304	
	» 35 »	84	20	0,330	
	» 45 »	80	20	0,278	
	» 55 »	76	20	0,318	
	5 ч. 5 »	76	20	0,210	

[Таблица 4 (*продолжение*)]

Время наблюдения		Число пульсов в 1 мин.	Число выдыхов в 1 мин.	Количество выдыхаемой воды в г в 1 мин.	Заключение
2-й опыт	3 ч. 36 мин.	76	20	0,282	3 ч. 57 мин.—2 ложки спирта
	» 45 »	76	20	0,322	4 ч. 35 мин.—То же
	» 50 »	80	20	0,276	
	4 ч. 20 »	83	20	0,280	
	» 25 »	83	20	0,250	
	» 30 »	83	20	0,304	
	» 35 »	84	20	0,330	
	» 45 »	80	20	0,278	
	» 55 »	76	20	0,318	
	5 ч. 5 »	76	20	0,210	

самое для воды, и усомнившись в достоверности результатов последнего, Духек приступает к собственным опытам. Собаке делается трахеотомия и в дыхательное горло плотно ввязывается трубка, которая делится на две ветви, снабженные клапанами, действующими в противоположные стороны. Ветвь, служащая путем выдыхаемому воздуху, сообщается с системой трубок, наполненных хлористым кальцием и едким кали (трубки эти перед и после опыта, разумеется, взвешиваются) для поглощения воды и угольной кислоты; ветвь же для вдыхаемого воздуха, пройдя через трубку с хлористым кальцием, открывается в атмосферный воздух, собранный в калиброванном колоколе над водою. Таким образом определяется количество вдыхаемого воздуха.

Вот [табл. 5] числа его трех опытов (сделано было только три).

Заключения: не принимая в расчет количества потребленного воздуха, угольной кислоты выдыхается в равные времена более при алкоголе. Сводя же числа для CO_2 и HO на равные количества потребленного воздуха, выходит угольной кислоты менее нормального в 1-м и последнем опытах, более —

[Таблица 5]

	1-й опыт		2-й опыт		3-й опыт	
	без алкоголя	с алкоголем	без алкоголя	с алкоголем	без алкоголя	с алкоголем
Продолжение опыта в мин.	12	7	12	12	16	16
Число пульсов в 1 мин.	64—68	84—88	56—88	116—142	88—92	94
Число дыханий во время опыта	188	204	216	306	186	260
Количество выдохнутой CO_2 в г	0,456	0,378	0,154	0,217	0,163	0,199
Количество выдохнутой НО в г	0,144	0,130	0,618	0,332	0,982	0,703
Количество потребленного воздуха в см^3	11000	11000	2500	3250	4000	5500

во втором. Воды же во всех трех менее. Числам для воды автор придает мало значения, потому что главный путь для ее выделения — мочевые органы; притом опыты продолжаемы были очень короткое время и были произведены в очень малом числе. Такая скромность автора, затемняя некоторым образом цели, с которыми были предприняты им эти опыты, избавляет от труда критиковать их.

Разбирая затем общее значение алкоголя в обмене материи, Духек говорит, что это вещество для сгорания требует кислорода, отнимает его у крови и обусловливает тем большее потребление воздуха. Альдегид, имея более наклонности к окислению, чем виноградный сахар, замедляет сгорание последнего, вследствие чего сахар превращается в жир!

Сравнивая выводы этих трех ученых относительно количества выдыхаемой угольной кислоты, легко заметить единственную разницу между ними: первые двое нашли, что в равные времена пьяное животное выдыхает CO_2 менее, чем трезвое, последний — наоборот.

В лаборатории Берлинского патологического института я имел возможность повторить опыты именно с этой стороны. Они производились над одною и тою же собакою следующим образом: реципиент для животного, совершенно плотно закрывающийся жестяной ящик, имеет два отверстия: через одно входит в него воздух, другим он через ряд трубок с хлористым кальцием и едким кали сообщается с аспиратором. Трубки эти от реципиента до аспиратора расположены в следующем порядке: две U-образные трубки с CaCl, одна с едким кали в кусках, либиховский шаровой аппарат с раствором едкого кали, снова U-образная трубка с сухим кали, трубка с CaCl и аспиратор. Последний есть колокол из листового железа, 150 л вместимости, опрокинутый в воду и уравновешиваемый тяжестями. При увеличении их колокол аспиратора поднимается кверху и всасывает воздух из реципиента. Таким образом, во все время опыта существует в аппарате непрерывный ток воздуха, который, проходя по реципиенту, уносит с собою образовавшиеся CO_2 и HO. Последняя остается в первых двух трубках, угольная же кислота поглощается тремя трубками с едким кали. Поэтому последние до и после опыта, продолжающегося в трезвом и пьяном состоянии животного по 1 часу, взвешиваются. Степень поднятия колокола определяется положением указателя, приделанного к колоколу, на вертикальном масштабе.

По истечении часа гири, лишние против тех, которые уравновешивают колокол аспиратора, снимаются, так что в 2 опытах, где показатель стоит на одной высоте и температуры газов равны, равны и массы воздуха, заключающегося в колоколе, ибо находятся под равными давлениями.

По окончании опыта с собакою определялось содержание CO_2 в комнатном воздухе, т. е. тем же аспиратором, но через другую систему трубок с хлористым кальцием и едким кали, проводился комнатный воздух до тех пор, пока показатель колокола не стоял на той же самой высоте, как и в опытах с собакою. Разность в весе трубок с едким кали, до и после

опыта, давала величину CO_2, которая вычиталась из чисел, полученных с собакой. Воздух в реципиенте по окончании опыта не анализировался, следовательно, числа, полученные мною, несколько менее настоящих, что не вредит, однако, сравнительному значению этих опытов [табл. 6].

[Таблица 6]

Время наблюдения	Количество CO_2 в течение опыта в г		Замечания
1858 г.	без алкоголя	с алкоголем	
17 апреля	2,19	1,46	10 см³ 80% алкоголя. Животное не парализовано.
19 »	1,97	0,71	15 см³ алкоголя. Парализовано.
20 »	4,2	2,36	После еды 20 см³ алкоголя в прямую кишку. Животное не парализовано.
21 »	2,88	1,37	20 см³. Не парализовано.
22 »	2,37	1,8	12 см³ в желудок. Не парализовано.
23 »	2,65	2,04	30 см³ в желудок. Чрезвычайно сильно парализовано.

Чисел этих так немного, что, вероятно, для самого нетерпеливого читателя непосредственные словесные заключения из них не нужны. Дело другого рода, более общие [заключения]: они вытекают из состояния физиологического вопроса о выделении угольной кислоты легкими вообще: поэтому считаю нужным прежде всего коснуться этого предмета. Известно, что на абсолютное количество выдыхаемой CO_2, т. е. на массу газа, выдохнутого в течение данного времени, влияют чрезвычайно разнообразные условия. Из них в рассматриваемом случае важны только три: количество CO_2

в крови, частота и глубина дыханий. Все эти моменты действуют так, что с возрастанием их увеличивается и масса выдыхаемой угольной кислоты; притом усиление 2-го момента отражается в ней более, чем возрастание 3-го (Vierordt's Phys. d. Athm. 1845, стр. 126). Имея эти факты и числа для CO_2, выдохнутой пьяным животным, легко вывести из последних дальнейшие заключения. В самом деле, один взгляд на кривые, полученные кимографом, уже убеждает в том, что у пьяного животного увеличение числа дыханий идет об руку с уменьшением глубины их. Из этого необходимо должно было бы вытекать или увеличение массы выдыхаемой CO_2, или по крайней мере уравновешение обоих моментов в их влиянии на эту величину. Угольной же кислоты пьяное животное дает по опытам менее трезвого. Ясно, что это уменьшение должно быть сведено на присутствие меньшего количества CO_2 в крови первого. Справедливость сказанного могла бы быть подвержена поверке прямым опытом. Для этого существует и метóда Бёхера — определять напряжение CO_2 в крови (Studien z. Respir., Zürich, 1855 и «Kohlensäurespannung im Blute u. s. w.», Zeitschr. f. ration. Medic.). К сожалению, я не мог произвести этих опытов. При нормальных условиях организма количество CO_2 в крови есть вообще выражение напряженности химических актов в нем, в частности не может служить мерилом мышечной деятельности (Georg Liebig. «Ueber d. Respir. d. Musk.» Müll. Arch., 1850, Hefte IV и V). Понятно после этого, почему у животных, не имеющих в алкогольном опьянении периода возбуждения, количество выдыхаемой CO_2 менее нормального. Но чем объяснить это явление для человека при возбуждающих дозах алкоголя, т. е. таких, которые если не увеличивают (деятельность некоторых мышц, например языка и сердца, положительно усилена), то по крайней мере и не подавляют мышечной деятельности? Ответить на это так же трудно, как и объяснить родственное разбираемому нами явление, подмеченное на себе Фирордтом, что моральные потрясения,

как возбуждающие, так и подавляющие, всегда уменьшают количество выдыхаемой CO_2, по крайней мере на несколько мгновений (R. Wagner. Handwörterbuch der Physiologie. Respiration, стр. 887, 1842—1855).

Перехожу к воде выдыхаемого воздуха. Прежде всего считаю нужным коснуться значения этого явления. Уже у Фирордта выяснена точка зрения, с которой должно смотреть на выдыхаемую воду. Количество ее ни в каком случае не может быть выражением интенсивности сгорания водорода в организме, ибо вещество это отделяется не одними легкими, притом часть воды, достающаяся на долю этих органов, вполне зависит от количества паров вдыхаемого воздуха, наконец, вода эта есть преимущественно (вероятно, исключительно) продукт испарения с влажной слизистой поверхности легкого, а не выходит непосредственно из крови через стенки волосных сосудов.

Следовательно, уже со стороны принципа выводы Бёкера ложны и самые опыты его и Духека не имеют смысла, потому что объяснить ими ничего нельзя. Кроме того, метóда, употребленная последним, в данном случае никуда негодна, не говоря уже о том, что выдыхаемый воздух осаждает очень много водяных паров на стенки трубки (стенки эти имеют температуру ниже выдыхаемого воздуха, если не согреваются намеренно, о чем не упоминает Духек) прежде чем дойдет до хлористого кальция; последнее вещество имеет способность поглощать пары алкоголя, следовательно у пьяного животного к весу воды прибавляется вес выдохнутого алкоголя. Если способ определения воды Бёкера был вроде этого, то наука не много потеряла, что лишилась описания его.

Факт Гарлея, что способность крови поглощать кислород изменяется под влиянием алкоголя, мог бы вызвать, повидимому, мысль сравнить количество вдыхаемого и выдыхаемого кислорода у одного и того же животного в трезвом и пьяном состоянии. Однако такого рода опыты, не говоря уже о печальной судьбе гарлеевского факта, были бы совершенно

бесполезны. В самом деле, весь кислород в крови поглощается почти исключительно кровяными шариками; следовательно, изменение его в объеме выдыхаемого воздуха в данное время прямо пропорционально массе кровяных шариков, прошедших в это время через волосные сосуды легкого,— величине, стоящей в прямой связи с деятельностью сердца, на которую алкоголь, как известно, имеет громадное влияние. Понятно, что, не определив влияния последнего условия (а определение невозможно), нельзя было бы оценить, насколько изменение массы выдыхаемого О зависит от измененной способности кровяных шариков соединяться с кислородом.

§ 9. ТЕМПЕРАТУРА КРОВИ В ПРЯМОЙ КИШКЕ И ПОД КОЖЕЙ У ПЬЯНЫХ ЖИВОТНЫХ

Со времени точных местных термических измерений Беккереля, Бернара и Либиха о температуре тела животных, как бывало прежде, речи теперь быть не может. Каждый полостный орган, каждая мышца, каждый кровеносный сосуд на различных расстояниях от сердца имеют различные температуры. Под температурой тела нельзя даже, следовательно, разуметь средней температуры всех частей его, ибо фактическое определение этой средней невозможно.

На этом основании принятое издавна мнение, что алкоголь, введенный в тело, возвышает температуру его, теряет смысл.

Притом мнение это, сколько мне известно, явилось не из термических измерений, а из ощущения теплоты, распространяющегося по телу по принятии этого вещества внутрь. Ощущениям же этого рода доверять, как показали опыты, часто нельзя.

Единственные термические измерения пьяных животных принадлежат Духеку. При опытах с влиянием алкоголя на состав выдыхаемого воздуха он измерял температуру тела

(его слова), не упоминая, как и в каком месте. Его числа следующие:

	Без алкоголя	С алкоголем
У 1-й собаки	30,1° Р.	30,4°—30,8° Р.
» 2-й »	29,6° »	30,6°—30,8° »
» 3-й »	28°—30,4° »	31,2°—31,4° »

Самое большое повышение 1,2° Р., или 1,5° Ц.

Мои результаты не согласны с этими. Я производил измерения в прямой кишке, под кожей, в сонной артерии, яремной вене и правом сердце. Ртутные термометры, с делением каждого градуса на 5 частей я имею от берлинского мастера Гейсслера; сверх того, для прямой кишки я пользовался термометром с десятичным делением каждого градуса, принадлежащим д-ру Гоппе, главному ассистенту при Берлинском патологическом институте. Все эти инструменты настолько чувствительны, что при комнатной температуре около 20° Ц, приближение к ним руки сантиметра на два производит тотчас же повышение ртутного столба на 0,1° Ц. При измерениях в прямой кишке, предшествовавших отравлению животного, считывалась та температура. которая в продолжение 5 мин. оставалась постоянною: животное при этом не было связываемо, и потому во время введения алкоголя в желудок инструмент вынимался. При прочих же измерениях оставался на месте, ибо животное было связываемо. В течение 24 часов не было производимо более одного опыта с прямою кишкою [табл. 7].

Вся сумма измерений в прямой кишке показывает:

1. Что понижение температуры ее наступает и при дозах алкоголя, не парализующих животного (1-й опыт); для человека это возбуждающие дозы.

2. Понижение это наступает иногда чрезвычайно быстро, менее чем в 3 мин. по введении алкоголя в желудок (опыты 2-й, 5-й, 6-й и 7-й).

[Таблица 7]

Время наблюдения		Температура прямой кишки в °Ц		Замечания
		без алкоголя	с алкоголем	
1-й опыт	5 ч. 4 мин.	38,9		Введено в желудок 5 см³ 80% алкоголя с двойным количеством воды комнатной температуры. Опьянения незаметно.
	» 10 »		38,5	
	Спустя 5 »		38,6	
	» 6 »		38,5	
	» 2 »		38,4	
	» 1 »		38,3	
	» 3 »		38,4	
	» 10 »		38,4	
2-й опыт	3 ч. 51 мин.	39,2		Введено в желудок 7,5 см³ алкоголя с двойным количеством воды комнатной температуры. У собаки шаткая походка.
	» 54 »		38,9	
	Спустя 2 »		38,8	
	» 1 »		38,7	
	» 2 »		38,8	
	» 3 »		38,9	
	» 18 »		39	
	» 5 »		38,95	
	» 10 »		38,95	
3-й опыт	12 ч. 50 мин.	39,5		Введено в желудок столько же, как и во 2-м опыте. Собака пьяна.
	1 ч. 5 »		39,3	
	Спустя 7 »		39,4	
	» 3 »		39,3	
	» 5 »		39,2	
	» 2 »		39,3	
	» 15 »		39,3	
4-й опыт	10 ч. 33 мин.	39,5		Введено 7,5 см³ алкоголя с двойным количеством воды, температура 37°Ц. Собака пьяна.
	» 36 »		39,55	
	Спустя 1 »		39,6	
	» 3 »		39,5	
	» 5 »		39,4	
	» 4 »		39,5	
	» 10»		39,5	

[Таблица 7 (*продолжение*)]

Время наблюдения		Температура прямой кишки в °Ц		Замечания
		без алкоголя	с алкоголем	
5-й опыт	3 ч. 45 мин.	39,6		Введено столько же алкоголя, как в 4-м опыте, с водою 38° Ц.
	» 48 »		39,3	Собака при хождении падает.
	Спустя 2 »		39,2	
	» 4 »		39,1	
	» 3 »		39	
	» 3 »		38,95	
	» 10 »		38,95	
6-й опыт	11 ч. 2 мин.	38,5		10 см³ алкоголя с таким же количеством воды комнатной температуры.
	» 5 »		38,3	Собака едва может ходить.
	Спустя 2 »		38,2	
	» 2 »		38,1	
	» 1 »		38	
	» 2 »		37,9	
	» 1 »		37,8	
	» 1 »		37,6	
	» 1 »		37,5	
	» 2 »		37,4	
	» 2 »		37,3	
	» 5 »		37,2	
	» 4 »		37,1	
	» 10 »		37,1	
7-й опыт	10 ч. 24 мин.	39		Введены 12,5 см³ 80% алкоголя без воды.
	» 27 »		38,7	
	Спустя 1 »		38,6	Собака совершенно парализована. Пульс и дыхание чрезвычайно часты.
	» 1 »		38,3	
	» 1 »		38,1	
	» 1 »		38	
	» 0,5 »		37,9	
	» 0,5 »		37,6	
	» 2 »		37,3	
	» 1 »		37,2	
	» 1 »		37,1	

[Таблица 7 (*продолжение*)]

Время наблюдения		Температура прямой кишки в °Ц		Замечания
		без алкоголя	с алкоголем	
7-й опыт	Спустя 1,5 мин.	39	37	Собака совершенно парализована. Пульс и дыхание чрезвычайно часты.
	» 2,5 »		36,8	
	» 2,5 »		36,7	
	» 3 »		36,6	
	» 4,5		36,5	
	» 3 »		36,4	
	» 4 »		36,3	
	» 3 »		36,2	Начала открывать глаза и двигать головой.
	» 1 »		36,1	
	» 2 »		36	
	» 3 »		35,9	
	» 2 »		35,95	
	» 3 »		35,85	
	» 3 »		35,8	
	» 4 »		35,7	
	» 5 »		35,6	
	» 2 »		35,4	
	» 1 »		35,5	
	» 0,5 »		35,6	
	» 10 »		35,6	
	» 15 »		36,2	Может стоять, но при хождении беспрестанно падает.

3. Степень этого понижения зависит, повидимому, более всего от количества и концентрации введенного алкоголя, менее от температуры его (о 4-м опыте, которого результаты противоречат всем остальным и вместе с тем второй части этого заключения, будет речь далее).

4. Быстрота же понижения зависит более от количества введенного алкоголя, чем от степени его разжижения (сравни опыты 6-й и 7-й).

[Таблица 7 (*продолжение*)]

Время наблюдения		Температура в °Ц: яремной вены	Температура в °Ц: под кожей в паховой складке	Замечания
8-й опыт	2 ч.	38,2	36,4	Собака средней величины.
	Спустя 5 мин.	38	36,2	На температуру крови в яремной вене имеет влияние всякое движение животного, а потому и в нормальном состоянии получаются беспрерывные колебания. Следовательно, при определении температуры нужно брать среднее число из этих колебаний.
	» 2 »	37,9	36,2	
	» 3 »	37,8	36,2	
	» 2 »	37,9	36,2	
	Введены в желудок 30 см³ 60% алкоголя без примеси воды.			
	Спустя 8 мин.	37,4	35,9	Взяв средние из температур без алкоголя и с алкоголем, получаем понижение в последнем случае как для крови, так и под кожей.
	» 4 »	37,4	35,8	Сверх того, нужно заметить, что столь низкие числа для подкожной температуры вероятно обусловливаются неизбежным натяжением кожи при вытянутом и укрепленном положении животного.
	» 3 »	37,3	35,7	Термомультипликатора в руках я не имел.
	» 4 »	37,2	35,6	По окончании опыта собака ходить не может.
	» 5 »	37,1	35,6	
	» 1 »	37	35,6	
	» 4 »	37,1	35,6	
	» 5 »	37	35,5	
	» 5 »	37,1	35,6	

5. Ход понижения температуры по быстроте параллелен степени опьянения и переходит (как Nachwirkung) за кульминационную точку последнего (опыт 7-й).

Из этих непосредственных заключений могут быть выведены дальнейшие, разумеется, уже с меньшею вероятностью. Но прежде этого считаю необходимым сказать несколько слов

[Таблица 7 (*окончание*)]

Время наблюдения		Температура			Замечания
		правого сердца	сонной артерии	под кожею	
9-й опыт	1 ч. 55 мин.	38,8	38,6	35,7	При сравнении средних чисел получается понижение — для крови, незначительное повышение (0,64°) — для кожи.
	Спустя 3 »	38,8	38,6	36	
	» 1 »	38,8	38,6	36,5	
	» 2 »	38,9	38,6	36	
	» 4 »	38,8	38,6	37	
	Введено в желудок столько же алкоголя, как и в предыдущем случае.				
	Спустя 5 мин.	38,8	38,4	37	
	» 1 »	38,7	38,4	37	
	» 2 »	38 7	38,4	36,5	
	» 2 »	38,7	38,4	36,5	
	» 1 »	38,6	38,4	37	
	» 2 »	38,7	38,4	37	
	» 4 »	38,6	38,4	37	
	» 3 »	38,6	38,4	37	
	» 6 »	38,5	38,4	37,5	Собака так же сильно парализована, как в предыдущем случае.
	» 2 »	38,6	38,4	37	
	» 1 »	38,5	38,6	37	

о температуре прямой кишки вообще. Рассматриваемая как величина, она слагается в данный момент из следующих главных факторов: температуры непосредственно за нею лежащего пространства кишек (которое в свою очередь зависит от многообразных условий), напряженности химических актов в ее стенках и содержимом, количества испаряющейся воды, зависящего от массы присутствующих в ней в данный момент газов (фактор этот, разумеется, отрицательный), и, наконец, из количества находящейся в ней в данный момент крови, если можно рассматривать хоть часть последней, не стоящею в связи

с химическими актами тканей. По термическим измерениям Деви (De la chaleur prod. par les êtres viv. Gavarret, Paris, 1855, стр. 103), температура прямой кишки всегда ниже температуры артерийной крови; следовательно, уже один усиленный приток последней, независимо от силы химических актов, связанных с ним, должен возвышать температуру прямой кишки, наоборот, недостаточный — производить понижение. При введении алкоголя в желудок прямая кишка необходимо должна делаться беднее кровью, ибо алкоголь, без сомнения, усиливает приток крови к желудку, или, выражаясь физиологически, путем рефлекса сначала сжимает, потом расширяет волосные сосуды этого органа, уменьшает тем величину сопротивления в них для движения крови и производит усиленный приток ее к этому органу, вследствие чего сосуды всех соседних частей получают в данный момент менее крови (в системе ветвящихся трубок количество жидкости, проходящей в данное время через поперечные разрезы их, обратно пропорционально величинам сопротивления в этих трубках). Резкую аналогию с этим явлением представляет, например, общеизвестный опыт Бернара с перерезыванием шейной части узловатого нерва на одной стороне. При этом температура соответствующего поражению уха вследствие усиленного притока крови повышается, в другом же понижается, и разница температур обоих, по Шиффу, может доходить до 16°.

Итак, участие этого момента в понижении температуры прямой кишки несомненно. Только им могут быть объяснены противоречивые результаты 4-го опыта, если притом принять в соображение, что колебания температуры на 0,1° принадлежат к нормальным явлениям.

Но момента этого недостаточно для полного объяснения явления, как показывают опыты 1-й и 2-й. Они, а еще более изменения температуры крови, дают повод думать, что алкоголь имеет подавляющее влияние на химические акты тканей. Это подкрепляется и составом выдыхаемого воздуха в опьянении.

Принятием этих 2 моментов объясняется вся сумма термических явлений в прямой кишке у пьяного животного. Быстрота, с которою наступает часто понижение температуры, не противоречит ни одному из них: для первого и доказывать нечего, для второго же прошу припомнить наблюдение Мичерлиха, с какою быстротою (2 мин.) наступает иногда опьянение, т. е. следствие вхождения алкоголя в кровь; сверх того, привожу собственное наблюдение над самим собою: от 20 см^3 коньяку в желудок я начинаю пьянеть через 3 мин.

Наконец, этими двумя положениями, взятыми вместе, объясняется быстрейшее понижение температуры в начале опьянения, чем в средине его (опыты 6 и 7); именно до тех пор, пока алкоголь раздражает слизистую оболочку желудка, на температуру прямой кишки действуют оба момента; когда же расширение желудочных сосудов достигает высшей степени, действует только последний.

Желающим проверить все эти выводы непосредственным опытом предлагаю наблюдать температуру прямой кишки при впрыскивании алкоголя в вены.

Для температуры артерийной крови могут быть установлены 2 следующих общих положения: 1) в левом сердце (еще вернее — в легочных венах) она равна температуре крови легочной артерии + теплота химических актов между воздухом и кровью в легких (величина эта, если судить по изменению температуры крови, взбалтываемой с воздухом, не = 0, как показали мои исследования) + охлаждение, вследствие соприкосновения крови с более холодным, чем она, воздухом и испарения воды; 2) температура артерийной крови понижается в одном и том же сосуде с удалением от сердца.

Температура венной крови есть вообще выражение напряженности химических актов в тканях.

Результаты термических измерений крови у пьяного животного, будучи рассматриваемы с этой точки зрения, приводят, как уже было упомянуто, к заключению, что алкоголь должен действовать подавляющим образом на химические

акты в тканях. Понижение температуры в артериях если и действительно бывает (один опыт не дает права говорить положительно), должно быть сведено на понижение ее в венах. Числа для температуры кожи сомнительны (см. замечания в табл. 7, 8-й опыт). У человека, однако, из прилива крови к коже лица можно с уверенностью заключать о возвышении температуры в этом месте. Чем же обусловливается этот прилив крови, решить, разумеется, нельзя.

§ 10. КРОВООБРАЩЕНИЕ У ПЬЯНЫХ ЖИВОТНЫХ

При исследовании этого отправления, конечно, всего важнее было бы определить причину изменений деятельности сердца. К сожалению, самые изменения эти непостоянны. Например, большинство уверяет, что в начале опьянения, как бы оно сильно ни было, число сокращений сердца увеличивается, под конец его уменьшается. И это, конечно, в большинстве случаев справедливо; но есть наблюдения (Lichtenfels R. u. Fröhlich R. Vierordt's Lehre vom Arterienpulse, 1851, стр. 63), говорящие противное. Уменьшение числа пульсаций я раз наблюдал на себе при начале вдыхания паров алкоголя.

Непостоянство всякого явления делает определение его причин затруднительным; в данном же случае такое определение решительно невозможно, потому что и в причинах нормальной деятельности сердца страшная тьма. В этом отношении можно сказать только одно с некоторою вероятностью: учащение сердцебиений обусловливается учащением дыхания, которое является как рефлекс, вследствие подавления химических актов в теле.

При изучении распределения крови по телу пьяного животного я ограничился мозгом, как органом, наиболее доступным такого рода наблюдениям и притом играющим, повидимому, чуть не главную роль в опьянении. Сверх того, я желал проверить почти единогласное мнение, что алкоголь произво-

дит гиперемию мозга, основанное на трупных вскрытиях. Для этой цели кролику выпиливался кусок ossis parietalis с известными предосторожностями против поранения венных пазух, и вырезывался кусок твердой оболочки мозга. Таким образом, art. meningea media с ее ветвями делается доступною наблюдению. Вставление стеклышка в рану, по способу Дондерса, показалось мне неудобным, потому что нет критериев для суда, не производит ли стекло в каком-нибудь месте давление на мозг, отчего кровообращение, разумеется, сильно страдает. Поэтому рана оставалась свободною. Перед введением алкоголя в желудок считалось число боковых ветвей артерии, видимых простым глазом или через лупу. То же повторялось и по отравлении животного. Если б алкоголь действительно производил гиперемию мозга, как это бывает, например, при перерезывании шейной части узловатого нерва, то число видимых ветвей увеличилось бы. Этого результата, равно как и противоположного, я никогда не получал, а потому думаю, что гиперемия мозга, наблюдаемая на трупах опившихся, есть явление или предсмертное, или трупное.

О прочих моментах кровообращения, т. е. скорости и давлении, говорить вообще нельзя, ибо как то, так и другое в различных сосудах различны. Первая, вероятно, увеличивается в артериях во всех случаях, где возвышается число пульсаций, ибо у пьяного животного сокращение сердца не слабо. Давление в сонной артерии чаще не изменяется, иногда увеличивается, но никогда не уменьшается. Кривые получены кимографом Людвига.

§ 11. ВЛИЯНИЕ АЛКОГОЛЯ НА ОТДЕЛЕНИЯ

Об изменении отделения слюны была уже речь в § 3. Из сказанного там легко вывести заключение, что относительно усиления этого отделения алкоголь не играет никакой специфической роли, а становится, по своему действию на чувствующие элементы слизистой оболочки рта, в ряд общих

раздражителей (электрического тока, механического раздражения и пр.).

То же самое высказывается в несколько запутанных опытах Бернара над влиянием алкоголя на отделения желудочного и панкреатического сока (Gaz. Méd. de Paris, 1856, n° 19 et Leçons sur les effets des subst. tox. etc., Paris, 1857). В малых дозах и будучи разведен водой, алкоголь усиливает эти отделения, абсолютный же совершенно подавляет их. Точно так же действуют (по крайней мере для желудочного сока), как известно, слабый и сильный прерывистые электрические токи, приложенные к слизистой оболочке желудка. Сверх того, Бернар заметил, что алкоголь в слабых дозах усиливает образование сахарородного вещества в печени (substance glycogène).

Повторением этих опытов я не занимался, потому что, по моему мнению, влияние алкоголя на отделительные железы пищевого канала, будучи очень важным в диететике этого вещества, имеет мало значения в физиологии опьянения. Дело другого рода — отделение мочи. Этим путем выводятся из организма вещества, служащие, так сказать, мерилом азотной метаморфозы в теле. Ясно, что могущие встретиться признаки изменения последнего бросают хоть некоторый свет на вопрос о влиянии алкоголя на химические акты тела, — вопрос, который, конечно, составляет сущность алкогольного опьянения.

Рядом с собственными анализами мочи привожу чужие наблюдения, несколько отличные от моих по результатам.

Бёкер (Beitr. z. Heilk., 1849, и пр.) делал опыты над собою, тщательно наблюдал температуру и стояние барометра во время опытов (труд совершенно лишний, потому что изучал действие на мочу алкоголя, а не этих моментов), но пищу принимал разнородную и не по весу (строгие наблюдения в качестве и количестве пищи были бы в данном случае полезнее термометрических и барометрических). Алкоголь принимал в форме 88% спирта, наполовину разведенного

водой, столовыми ложками от 7 до 10 ложек в сутки. Вот его числа [табл. 8].

Полученные таким образом средние числа Бёкер не сравнивает между собою. Числа же для алкоголя ставит рядом с числами, полученными месяц тому назад при нормальных усло-

[Таблица 8]

Время наблюдения	Количество мочи в 24 часа в г	Удельный вес	Количество $\overset{+}{H}$ в 24 часа в моче, в г	Количество $\overset{+}{H}$ в 24 часа в моче, в %	Количество $\overset{-}{H}$ в 24 часа в г
		С алкоголем			
1847 г.					
18 февраля	1513	1,019	18,481	1,2	0,470
19 »	1352,087	1,018	20,015	1,48	0,544
20 »	1754	1,009	14,568	0,8	0,596
25 »	3095	1,011	22,538	0,7	0,495
26 »	1937	1.016	17,036	0,8	0,591
27 »	1644,2	1,017	22,372	1,36	0,822
Средние числа	Не 1662 г., как у Бёкера, а 1882	1,01	19,168		0,588
		Без алкоголя			
21 февраля	1564	1,016	20,327	1,29	0,938
24 »	1761	1,015	21,942	1,24	0,475
28 »	1893	1,017	23,354	1,23	0,890
Средние числа	1739	1,01	21,874		0,768

виях организма (по его словам), и получает огромный перевес выделения мочою воды и твердых частей на стороне нормального состояния.

Выбрав же из 6 первых опытов 2-й, 4-й и 6-й (в этом выборе сам автор не мог бы прекословить нам, потому что чисел без алкоголя вдвое менее) и сравнив их с результатами

анализов без алкоголя, что, конечно, естественнее, чем сравнивать один анализ мочи с другим, произведенным месяц тому назад, получаем как средние числа:

	Количество мочи	Количество $\overset{+}{H}$	Количество $\overset{-}{H}$
Без алкоголя	1,739	21,874	0,768
С алкоголем	2,030	21,641	0,620

Конечно, автор не вывел бы отсюда так решительно заключения, находящегося на стр. 247 его сочинения, что употребление алкоголя замедляет метаморфозу тех тканей, продукты которых выводятся из тела мочою.

Тем не менее результаты Бёкера относительно уменьшения суточного количества мочи и мочевины при употреблении алкоголя подтверждены, в прошлом году, в Америке (D-r Hammond, The physiological effects of alkohol and tobacco upon the human system, Fort Riley. Un. St . . . .)*. Эти опыты имеют только две интересные стороны: 1) автор до опытов никогда не употреблял крепких напитков, следовательно, действие алкоголя пало на девственную почву; 2) он заметил, что алкоголь, при прочих равных условиях, увеличивает вес тела и переносится без всяких болезненных припадков при пище умеренной или даже недостаточной, тогда как те же самые приемы его, при чрезмерной пище, производят головные боли, сонливость, потерю аппетита и бессонницу (едва ли все эти припадки можно приписать алкоголю).

Привожу теперь собственные опыты. Числа первых двух таблиц [9 и 10] получены из наблюдений над собою; последние [табл. 11] — над служителем при химической лаборатории Берлинского патологического института. Во все время опытов над собою я ел одну и ту же пищу по качеству и количеству. Утром 2 чашки чая с 4 лотами сухарей. Обед — бифстекс в $^3/_4$ фунта,

* Сочинения этого в руках я не имел и знаю о нем лишь по реферату в Corresp.-Blatt der Ver. f. gem. Arbeit, 1857, n° 27.

8 лотов картофеля и 12 лотов белого хлеба. Вечером то же, что утром. Пил 2 стакана воды в сутки, разумеется, из одного и того же стакана. В опытах с алкоголем принимал его в форме старого коньяку по 20 см^3 3 раза в день. Образ жизни во все время опытов был одинаков: с утра до вечера в лаборатории, оттуда домой. Наконец, должен сказать, что уже задолго до этих опытов был знаком с алкоголем, следо-

[Таблица 9]

Время наблюдения	Суточный объем мочи в см^3	Удельный вес	Количество $\overset{+}{H}$ в 24 часа		Количество $\overset{-}{H}$ в 24 часа в г
			в г	в %	
Без алкоголя					
1857 г.					
20 ноября	1325	1022	31,8	2,4	0,94
21 »	1205	1025	33,7	2,8	0,84
22 »	1530	1022	36,7	2,4	1,20
23 »	1455	1024	39,2	2,7	0,93
24 »	1730	1021	36,3	2,1	0,34
25 »	1250	1022	32,5	2,6	0,80
26 »	1160	1025	33,6	2,9	0,92
27 »	1290	1025	36,1	2,8	0,74
С алкоголем					
28 »	1560	1021	36,97	2,37	Склянка с $\overset{-}{H}$ разбита
29 »	1390	1023	34,75	2,5	0,55
30 »	1640	1020	34,4	2,1	0,60
1 декабря	1670	1020	31,7	1,9	0,45
2 »	1267	1023	32,9	2,6	1,20
3 »	1360	1024	36,7	2,7	0,30
4 »	1420	1024	35,5	2,57	0,48
5 »	1560	1021	37,4	2,4	1,00
Средние числа					
Без алкоголя	1368,1	1023,25	34,9		0,85
С алкоголем	1483,3	1022	35,0		0,61

вательно моими числами выражается действие алкоголя на химические процессы тела, для которого вещество это не новость.

Мочевина определялась по способу Либиха. Мочевая кислота выделялась из известного объема мочи хлористо-водородною кислотою. Моча собиралась за сутки, от 7 часов утра до 7 часов следующего дня.

Поставив средние числа таблицы [9-й] с исправленными результатами Бёкера, никто не откажет им в сходстве: в обоих случаях при употреблении алкоголя увеличение количества мочи (воды) и неизмененное выделение мочевины. Эти два обстоятельства, взятые вместе, конечно, указывают на ослабление азотной метаморфозы, но вместе с тем изменение это является не в таких громадных размерах, как у Бёкера, так что уже допускает случаи, где увеличение количества выделяемой воды, влекущее за собою усиленное выделение мочевины, пересиливает подавляющее действие алкоголя на метаморфозу азотных веществ. Доказательством этому может служить таблица [10-я]. Она явилась следую-

[Таблица 10]

Время наблюдения	Объем мочи в 24 часа в см^3	Удельный вес	Количество $\overset{+}{H}$ в 24 часа		Количество $\overset{-}{H}$ в 24 часа в г
			в	в %	
Без алкоголя					
1857 г.					
13 декабря	422	1027	12,238	2,9	Нет
14 »	300	1030	11,400	3,8	Следы
15 »	376	1025	10,716	2,85	Следы
16 »	324	1028	10,368	3,2	Следы
С алкоголем					
18 »	650	1013	12,025	1,85	Следы
19 »	573	1015	11,116	1,94	0,09
20 »	605	1015	11,495	1,90	Следы

щим образом: чтобы сделать условия, под которыми происходит отделение мочи, еще более тождественными, я при вышеупомянутой диете и образе жизни анализировал лишь ночную мочу, с 10 часов вечера до 7 часов утра. В опытах с алкоголем третья порция его выпивалась в 10 часов вечера, после чего я непосредственно ложился в постель под немецкий пуховик, который по крайней мере вполне устраняет влияние колебания температуры на акты нашего тела.

Четвертый опыт, по независимым от меня обстоятельствам, не мог быть сделан.

Чтобы не было придирок к сравнению неравного числа опытов между собою, я к 3 последним прибавляю 4-й опыт из 1-го ряда, где получилось наименее $\overset{+}{H}$. Тогда средние числа будут:

	Объем мочи	Удельный вес	Количество $\overset{+}{H}$
Без алкоголя	355,5 $см^3$	1027,5	11,180 г
С алкоголем	538 »	1017	11,251 »

Ясно, что прибавление 4-го опыта из 1-го ряда к 3 последним сделалось в пользу выводов Бёкера, тем не менее количество мочевины не уменьшено, а увеличено, и больше, чем в предыдущей таблице. И это понятно: увеличение воды в моче таблицы [10-й] значительнее, чем в предыдущих опытах.

Наконец, привожу числа, полученные мною на служителе лаборатории [табл. 11]. Для него рюмка водки была еще менее новостью, чем для меня. Пил он в сутки от 150 до 200 $см^3$ доппельт-кюммеля и бывал часто в возбужденном состоянии, тогда как у меня дело ограничивалось легким головокружением после каждого приема, продолжавшимся не более $^1/_4$ часа. Диета и образ жизни были у него по возможности тождественные. Опыты производились летом

в жаркие дни. Все эти обстоятельства вместе придадут, надеюсь, некоторый интерес числам в глазах читателя.

Единственные возможные из моих чисел выводы суть следующие:

1. Алкоголь увеличивает отделение воды мочою, чем может быть объяснено уменьшение испарины летом по принятии алкоголя — факт, замеченный уже Тидеманном и подтвержденный Бёкером.

2. У людей, привыкших к употреблению алкоголя, при возбуждающих дозах его, количество мочевины если

[Таблица 11]

Время наблюдения	Объем мочи в 24 часа в см^3	Удельный вес	Количество $\overset{+}{H}$ в 24 часа		Количество $\overset{-}{H}$ в 24 часа в г
			в г	в %	
Без алкоголя					
1857 г.					
26 июня	1548	1026	40,261	2,6	0,8
27 »	1100	1027	34,650	3,15	0,7
30 »	877	1027	28,064	3,2	0,6
1 июля	1056	1027	29,668	2,8	0,5
2 »	1013	1029	35,455	3,5	0,9
3 »	965	1028	34,740	3,6	0,9
4 »	1070	1028	35,310	3,3	0,7
С алкоголем					
7 июня	945	1028,5	32,319	3,4	0,9
8 »	980	1025,5	36,260	3,7	0,6
9 »	1312	1026	42,246	3,2	1,9
10 »	1380	1021	31,740	2,3	0,7
11 »	1390	1021	41,700	3,0	0,5
14 »	1045	1027	31,350	3,0	0,7
15 »	1330	1020	33,250	2,5	0,4
Средние числа					
Без алкоголя	1089	1027,75	34,0		0,72
С алкоголем	1197	1024	35,5		0,8

и уменьшается, то так незначительно, что уменьшение это вознаграждается усиленным выделением воды. У людей же, не привыкших к алкоголю, изменение это значительнее. То же самое, вероятно, бывает и при парализующих дозах алкоголя, ибо тогда вся мышечная система недеятельна (с малыми исключениями).

Итак, подавляющее действие алкоголя на азотную метаморфозу несомненно.

§ 12. ИЗМЕНЕНИЯ МЫШЕЧНОЙ И НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ПЬЯНЫХ ЖИВОТНЫХ

В ряду многообразных проявлений алкогольного опьянения изменения мышечной и нервной деятельности, конечно, занимают по резкости первое место. Недаром все действие алкоголя сводят обыкновенно на поражение головы и ног. Как ни интересно первое, но, по недоступности физиологическому исследованию, оно необходимо исключается из пределов этого сочинения. Той же почти участи, за неимением метод исследования, подвергается и спинной мозг. Остаются нервы и мышцы. Рассматривать их отдельно друг от друга неудобно, и потому параграф этот расположен у меня по изменениям в движении и чувствовании. Изменений так называемых непроизвольных движений я не изучал по следующим причинам: они непостоянны (это верно по крайней мере для деятельности сердца и радужной оболочки глаза); большею частью так незначительны, что ускользают даже от наблюдения; наконец, известные общие методы исследования нервов и мышц так трудно приложимы к органам непроизвольного движения, что точные результаты невозможны.

Изменения так называемого произвольного движения у пьяного животного. Условия для всякого движения даны в мышце, ее нерве и нервном центре. Если страдает одно из этих образований, страдает вместе с тем и движение. Следовательно, при всяком изменении последнего причину его

должно искать в мышце, нерве и нервном центре. Ясно, что поиски должны были бы распространяться на все возможные физические и химические свойства этих органов (не исключая даже объема их и веса). По невозможности, однако, выполнения такой задачи (в настоящее время), я должен был ограничиться исследованием лишь тех свойств, влияние которых на движение положительно доказано и для которых существуют методы исследования.

Выходя из мысли, что у человека алкогольное опьянение имеет относительно движения два различных стадия, я исследовал свойства нервов и мышц при дозах алкоголя, не производящих паралича животного, и таких, которые парализуют его. Для этих опытов была выбрана лягушка на следующих основаниях:

1. Алкогольный паралич у нее такой же, как у человека; периода возбуждения у лягушки нет, но его нет и у собаки, кролика, кошки и пр.

2. Почти для всех опытов нужно было отделять нервы и мышцы от организма, причем, как известно, эти органы у теплокровных быстро умирают, у лягушек же (вообще животных с переменной температурой) очень долго сохраняют все свои свойства неизмененными.

3-е основание будет видно далее.

Для сравнительных опытов из мышц брались икряные, из нервов седалищные.

Для предохранения мышц и нервов одной стороны от отравления я перевязывал всегда art. iliaca communis и art. cutaneam с одной стороны. Как доказательство, что приток крови к соответствующей конечности при этом невозможен (по крайней мере на несколько часов), привожу следующее: по перевязании артерий бедро было часто ампутируемо; рана никогда не кровоточила; я часто был свидетелем опыта, что уже одна перевязка art. iliaca comm. достаточна для предотвращения отравления n. ischiadici соответствующей стороны американским стреловым ядом. Перевязыва-

ние же кожной артерии я считал потому необходимым, что у лягушки, находящейся в воздухе, кожа, как известно, очень легко проницаема для газов и паров. При отравлении животного смачивание кожи алкоголем почти неизбежно, следовательно, он может в форме паров всасываться кожными сосудами и проникать с кровью в мышцы.

Прежде чем было приступлено к опытам с алкоголем, я должен был определить влияние непритока артерийной крови к нервам и мышцам на все свойства последних, исследуемые в алкогольном опьянении. У теплокровных животных неприток крови к конечностям производит, как известно, паралич их; хотя последний при тех же самых условиях не является у лягушки очень долго, но это не дает права думать, что изменений в мышце и нерве нет, ибо малейшее ослабление движения для глаза неуловимо. Чтобы парализировать лягушку алкоголем, нужно maximum 20 мин.; поэтому я исследовал свойства нервов и мышцы не ранее как по истечении этого времени по перевязании артерий. Результаты этих опытов, производившихся по тем же самым методам, как и при алкогольном опьянении, были все без исключения отрицательные, т. е. неприток крови к нервам и мышцам в течение 20 мин. не производит в них определимых изменений. Нечего, кажется, и говорить, что то же самое имеет место, если неприток крови продолжается менее 20 мин. (при определении влияния непарализующих доз я исследовал нервы и мышцы животных [через] 5 мин. по отравлении). При этих опытах считаю нужным упомянуть об одном обстоятельстве; исследуя влияние непритока крови на раздражительность мышц по способу Розенталя (Relat. Stärke d. dir. u. ind. Reiz. u. s. w. Moleschott's Naturl. d. Mensch, 3B, 2H, 1857), я получил равную раздражительность в обеих мышцах 2 раза, сильнейшую в мышцах, получивших кровь, — 4 раза и 7 раз с противоположной стороны. Это непостоянство заставило меня сравнить тем же способом нормальные мышцы между собою. И при этом редко получалась равная

раздражительность; конечно, разницы были очень незначительны.

Мышечная раздражительность у пьяного животного в паралочном периоде. По перевязании артерий с одной стороны животное отравлялось через желудок алкоголем. Мышцы исследовались по способу Розенталя, когда животное было вполне парализовано. В многократных опытах я получал всегда одновременное сокращение мышц, большею же частью этого не было — сокращение являлось ранее, то в нормальной, то в отравленной мышце. Следовательно, алкоголь не влияет на мышечную раздражительность.

Смысл этого результата в данном случае таков: в опьянении паралич движения не зависит от того, что мышцы как бы перестают слушаться воли: для раздражителя, близкого к этому агенту (электрического тока), они остаются столько же восприимчивыми, как и в нормальном состоянии.

Сила мышц у пьяных животных. Эдуард Вебер доказал (R. Wagner. Handwörterbuch der Physiologie Muskelbewegung, 1842—1855), что при равных массах мышц сила их идет рука об руку с эластичностью, т. е. чем больше последняя, тем большую силу может развивать мышца при своем сокращении. Следовательно, вопрос об изменении мышечной силы сводится на определение эластичности мышц в опьянении. За неимением миографа я принужден был делать исследование по способу Э. Вебера, с тою разницею, что для опытов брались не hypoglossi, а gastrocnemii, и что мышцы раздражались не непосредственно, а через их нервы. Последнее было сделано с целью устранить механическое влияние электрических приводов на положение мышцы. При этом, разумеется, было обращено внимание на то, чтобы нервы раздражались в одинаковых расстояниях от их мышц. Вес мышц при этих опытах не мог быть определяем, потому что неприток крови с одной стороны естественно делает соответствующую мышцу легче. Чтобы пополнить этот пробел, я взвешивал gactrocne-

mii лягушки с обеих сторон, при равных условиях, и нашел, что разницы в весе не бывает более 3, 4, 5 мг, что, конечно, не может иметь ощутительного влияния на их действие. Наконец, имея в каждом опыте задачей лишь сравнение эластичности двух мышц, я мог ограничиться малым числом различных отягощений; этим выигрывалось много времени, что очень важно, ибо я мог экспериментировать разом лишь с одной мышцей. Поэтому высота поднятия была наблюдаема только при двух различных отягощениях; мышца подвергалась не более как 3 электрическим ударам, следовательно, усталость была ничтожна.

Результаты опытов были отрицательные, т. е. эластичность мышц, а вместе с тем и сила их, в алкогольном параличе не изменены.

Сравнение электрических токов мышц не может привести к верным результатам.

Проводящая способность нервов у пьяных животных. Электрические свойства нервов стоят, как известно, в столь тесной связи с их физиологическими отправлениями, что первые могут служить мерилом последних. Физиологически нерв есть проводник стимула, следовательно, изменение в этом отправлении должно необходимо отразиться в электрических свойствах его.

Сначала были сравнены способом компенсации покоющиеся токи седалищных нервов, потом их отрицательные колебания. Как в том, так и в другом случаях результаты были отрицательные.

Следовательно, в алкогольном опьянении паралич движения не обусловливается потерею нервами способности проводить раздражение.

Те же отрицательные результаты были получены мною при дозах алкоголя, не парализующих животного.

Этот ряд отрицаний приводит к следующему общему заключению: *причина изменения произвольного движения в алкогольном опьянении лежит в нервных центрах.*

Это заключение подтверждается и следующим положительным фактом: перевязыванием артерий, с одной стороны, предотвращается отравление соответствующей конечности, тем не менее *паралич является в ней в одно и то же время и с тою же силою, как в неотравленной конечности.*

Для решения вопроса, действует ли алкоголь только на головной мозг (в действии на последний, вероятно, никто не сомневается), или вместе с тем на спинной, я делал следующие опыты:

У отравленного алкоголем до паралича животного перерезывался спинной мозг между 1-м и 2-м шейными позвонками, или последняя операция производилась на здоровом животном, которое потом отравлялось. В обоих случаях вызвать в задних конечностях рефлекс, который указывал бы на физиологическую целость спинного мозга, как центра, не удавалось. Возражение, что отсутствие рефлекса в данном случае может обусловливаться нечувствительностью кожи, устраняется исследованиями Пфлюгера (Die Sensorischen Funktionen des Rückenmarkes der Wirbeltiere, Berl., 1853), по которым спинной мозг обладает чувствующими центрами.

Если у отравленного и обезглавленного животного пропускать электрический прерывистый ток через спинной мозг, то мышцы конечностей приходят в тетаническое сокращение.

Из этих опытов следует, что в алкогольном опьянении спинной мозг, как центр поражен, но как проводник остается не измененным. Дальнейшее исследование нервных центров было бы бесполезно, ибо существующие методы исследования так грубы, что ожидать от них верных результатов невозможно.

Изменение чувствительности. Уменьшение чувствительности у пьяного животного можно доказать только единственно следующим наблюдением: в начале алкогольного паралича незначительное раздражение кожи, например щипание пинцетом, вызывает сильные движения у животного; при дальнейшем течении опьянения это раздражение не произво-

дит никакого рефлекса, тогда как сильнейшее, например смачивание кожи уксусной кислотой, вызывает сильные сокращения мышц. Производить опыты с анестезией вообще трудно; в алкогольном же опьянении решительно невозможно, потому что в этом состоянии уничтожается единственное проявление чувствительности — движение, которое притом не может быть сохранено ни в какой части тела никакими операциями (как это возможно, например, при отравлении кураре). Единственные вероятные заключения относительно этого явления состоят в следующем: анестезия кожи идет в алкогольном опьянении параллельно параличу движения (основание в вышеприведенном наблюдении); оно обусловливается не поражением концевых аппаратов чувствующих нервов, а поражением нервных центров. Последнее я вывожу из того, что по перевязывании кожных сосудов с одной стороны (концевые нервные аппараты защищены, следовательно, от отравления) и по отравлении животного обе конечности одинаково реагируют на равные раздражения.

Так называемая местная анестезия кожи, производимая непосредственным соприкосновением алкоголя с кожей, не противоречит этому.

Теперь остается обратиться к вопросу, возможно ли результаты, полученные на лягушке, перенести на человека? [Они], в самом деле, стоят далеко друг от друга. Вопрос этот в сущности непобедимо труден. Решению его может помочь только аналогия. Доказано фактами, что кураре, стрихнин, опий и пр. вызывают у лягушки те же самые функциональные изменения, как и у человека. Для алкоголя относительно паралича несомненно то же самое. Притом нерв и мышцы у лягушки, нерв и мышца у человека — физиологически равны; разница начинается лишь с нервных центров, об изменении которых здесь и речи почти нет. Перенесение, следовательно, возможно, ибо дело касается только нервов и мышц.

§ 13. ЗАКЛЮЧЕНИЯ

Уже одно заглавие этого сочинения показывает, как далека от меня мысль вдаваться под конец его в рассуждения о сущности алкогольного опьянения, т. е. из области факта перейти в заманчивую сферу умствований, где, однако, бойкое слово играет часто главную роль, и из которой тогда в самом удачном случае выходит гипотеза с жизнью лишь на несколько месяцев, а уж много на год или на два. Дело другого рода — общие заключения, непосредственно вытекающие из суммы добытых фактов: — будучи столько же верными, как самые факты, они придают последним смысл, определяют положение вопроса в науке и часто могут открыть пути новым исследованиям. Заключительный параграф предлагаемого сочинения должен быть рассматриваем лишь с этой точки зрения.

Мы видели, что первое и непременное условие для опьянения есть присутствие алкоголя в крови. Знаем, кроме того, что вещество это проходит через массу ее неизмененным в своем химическом составе. Естественно думать после этого, что ряд изменений в нервной деятельности пьяного животного зависит, может быть, от непосредственного соприкосновения алкоголя с нервными массами. Мысль эта явилась в первый раз в форме опыта у Вильсона Филиппа (An experimental inquiry into the laws of the vital Functions...), который вскрывал животным позвоночный столб*, смачивал спинной мозг алкоголем и замечал увеличение числа сокращений сердца. Лонже повторял эти опыты и получал те же самые результаты. Не говоря уже о том, что одно учащение сердечных сокращений не есть опьянение, опыты эти так грубы и вводят столько побочных обстоятельств в наблюдение, что результаты их не имеют ни малейшего достоинства.

Ту же самую мысль выполнил я более тонким и, так сказать, более натуральным образом. Собаке впрыскивался

* Этого сочинения я не имел в руках и знаю о нем лишь по цитате у Лонже (Anat. et phys. d. syst nerv., 1842).

в сонную артерию алкоголь, настолько разведенный водой, чтобы не свертывал крови. Смесь нагревалась до 30—35 Ц; самая инъекция производилась чрезвычайно медленно и постепенно. Небольшой собаке я впрыскивал до 4 $см^3$ смеси (0,4 $см^3$ абсолютного алкоголя) и не замечал ни во время инъекции, ни тотчас после нее никаких признаков опьянения, тогда как 1 $см^3$ $80^0/_0$ алкоголя производил мгновенно тетанические конвульсии (не опьянения) и смерть. Повидимому, это дает право думать, что опьянение, как нервное явление, не есть результат непосредственного соприкосновения алкоголя с нервными центрами. Утверждать этого я, однако, не могу, потому что инъекция производилась чрезвычайно медленно; следовательно, мозг в данное время приходил в соприкосновение с весьма малым количеством алкоголя, может быть таким, которое и у собаки, отравленной через желудок, не вызвало бы никаких симптомов опьянения. Во всяком случае, опыты эти, будучи произведены в большем числе и каждый раз с определением времени продолжения каждой инъекции (что я, к сожалению, не делал), могут быть интересны, ибо только этим путем может быть решен разбираемый вопрос; притом, в случае, если бы известные дозы алкоголя, при известной скорости инъекции, производили опьянение, то опыты такого рода могли бы дать приблизительное понятие о количестве алкоголя в мозгу в единицу времени, потребного для вызвания этого состояния.

Обращаюсь к изменению крови. Здесь прежде всего представляется общий вопрос: может ли кровь, измененная в своих свойствах, вызвать ненормальные явления в нервной сфере. Как ни прост, кажется, ответ на это a priori, тем не менее экспериментальная физиология обладает еще очень малым количеством наблюдений, которые решили бы этот вопрос положительно. Относительно кровяных шариков здесь сделано еще всего более. Известно, например, положительно, что уничтожение способности их поглощать кислород производит смерть нервной системы (например, вдыхание окиси углерода);

напротив, увеличенное содержание кислорода относительно угольной кислоты в крови (при вдыхании чистого кислорода, когда вдыхаемый воздух не смешивается с выдыхаемым) возвышает нервную деятельность. Последнее обусловливается здесь, впрочем, скорее абсолютным уменьшением массы CO_2 в крови, чем увеличением относительного содержания кислорода, ибо абсолютное количество последнего остается неизмененным. Это вероятнее тем более, что CO_2 в известных дозах есть наркотическое вещество.

Если принять вычисленные факты за положительно доказанные и, не думая долго, перенести их на изменения крови и выдыхаемого воздуха у пьяного животного, то легко вывести стройное объяснение нервных припадков опьянения; можно даже объяснить больше чем факты, представляемые пьяным животным, — например, свойственное человеку в алкогольном опьянении возбуждение. Но уже одно последнее обстоятельство показывает, как поспешно и смело было бы такого рода перенесение. Кроме того, найденное изменение крови так темно, что выводить из него чтобы то ни было — рискованное дело.

Из сказанного видно, какие вопросы нужно решить, прежде чем приступить к подобного рода объяснениям.

Перехожу к собственному наблюдению, играющему в процессах тела пьяного животного, может быть, важную роль.

В опытах с поглощением отравленной кровью газов я заметил, что при акте введения паров алкоголя в безвоздушное пространство над кровью, тонкий слой последней жидкости, остающийся на стенках безвоздушного пространства, вытесняется входящими парами алкоголя, т. е. последние не смешиваются прямо с кровью, а обволакивают ее, помещаясь между ними и стенками сосуда. Физических опытов в этой форме, т. е. с распределением по трубке двух жидкостей различных удельных весов, когда притом масса легчайшей незначительна в сравнении с количеством другой, нет никаких. Известны лишь опыты быстрого распространения жирных и эфирных масел по свободной поверхности воды, описанные

в знаменитом сочинении братьев Вебер (Wellenlehre, 1825). Тем не менее приведенное наблюдение делает едва ли сомнительным, что в трубке, наполненной покоющейся жидкостью, близкою по удельному весу к воде, всякая легчайшая помещается, по крайней мере частью, между столбом первой жидкости и стенками трубки*. Если трубка пряма, то движение первой жидкости, вероятно, не изменяет явления. Дело другого рода, если трубка ломаная или ветвистая: при всяком изгибе образуются, как известно, водовороты, которые должны способствовать смешению жидкостей. На этом основании сказать положительно, что у пьяного животного столб крови в сосудах обволакивается чрезвычайно тонким слоем алкоголя, разумеется, нельзя, но и утверждать положительно противное — невозможно. Нужны опыты в этом смысле. Доказать важность таких опытов не трудно: стоит припомнить, какое громадное изменение должна производить эта тонкая алкогольная оболочка крови во всех процессах диффузии жидкостей в теле. Этим завершается ряд главных фактов из жизни пьяного животного, которые войдут со временем в основу объяснения алкогольного опьянения. В настоящее время можно лишь утверждать, что эти факты основные, но чего недостает им и каким образом, следовательно, объяснится вопрос о сущности опьянения, — сказать трудно.

Теперь несколько слов о значении предлагаемого сочинения в истории алкогольного опьянения.

Суд над собственным трудом с виду очень странен, но едва ли кто откажет ему в значении, если в основе его лежит желание истины, а не лицемерная скромность или слепая любовь к собственным подвигам; недаром всякий автор специально знакомится с литературою своего вопроса, прежде чем приступает к разработке его.

* Для избежания возможных недоразумений, считаю нужным прибавить, что здесь я разумею лишь тот случай, когда легчайшая жидкость вгоняется с некоторою силою в трубку с тяжелейшей жидкостью, а не простое наливание первой на столб последней.

В конце двадцатых годов не было ни одного сочинения (я не разумею под названием специального трактата глав об алкоголе в фармакологических учебниках), которое рассматривало бы скоротечное отравление алкоголем во всех его проявлениях. Были сделаны лишь работы над отдельными явлениями опьянения. Обстоятельство это было, с одной стороны, очень выгодно для развития нашего вопроса, ибо давало наблюдателю более возможности сосредоточиться на одном явлении, но вместе с тем и лишало его общей физиологической точки зрения на явление, ибо работы стояли отдельно друг от друга, без всякой органической связи. Труд, предпринятый даже с целью пополнить этот пробел в литературе вопроса, имеет уже значение — тем более, если труд идет дальше. Предлагаемое сочинение удовлетворяет, надеюсь, требованиям в первом отношении: оно рассматривает явления опьянения в их естественной связи и последовательности и придает им там, где можно, физиологический смысл, указывает пробелы в исследованиях и открывает пути новым. Сверх того, в нем, на основании собственных исследований, установлено несколько спорных капитальных вопросов, устранены два-три физиологических грешка новых авторов и, наконец, открыто несколько новых фактов, не лишенных, вероятно, в будущности значения в разъяснении сущности опьянения.

В заключение считаю долгом высказать глубокую признательность д-ру Гоппе, дириженту химической лаборатории при Берлинском патологическом институте, который принимал самое живое участие в этой работе делом и словом.

ПЕРЕРЕЗКА НЕРВА КАК УСЛОВИЕ НАРАСТАНИЯ ЕГО РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТИ [5]

С 1859 г. между Пфлюгером и Гейденгайном длится спор о значении нарастания нервной раздражительности, когда в нерве, отделенном от тела, отрезываются куски с его центрального конца. Первый утверждает, что нарастание раздражительности есть в данном случае лишь выражение быстрейшего умирания нерва, причем, как до сих пор говорят, нервная раздражительность сначала нарастает, потом падает. Гейденгайн же принимает за причину этого явления укорачивание пространства по длине нерва между его центральным концом и местом раздражения *. Он смотрит на сущность нервного возбуждения с механической стороны, как на повертывание молекулов; думает, что частицы нерва, лежащие выше места раздражения, должны противодействовать этому повертыванию; следовательно, наоборот, удаление их должно облегчать повертывание и вместе с тем усиливать эффект раздражения. Легко заметить, что пфлюгеровским воззрением нисколько не объясняется явление нарастания нервной раздражительности: вопрос, почему в умирающем нерве раздражительность должна сначала нарастать, потом падать, остается загадкой. Мысль же Гейденгайна объясняет дело, потому что вводит, так сказать, в самый молекулярный механизм процесса и при-

* В опытах, лежащих в основе описываемого явления, место и величина раздражения остаются постоянными и сравниваются между собою величины мышечного сокращения, когда отрезываются куски от центрального конца нерва, причем, конечно, расстояние между последним и местом раздражения укорачивается.

дает, сверх того, самому умиранию нерва выражение, так сказать, более естественное, сводя его на одно только ослабление раздражительности. К сожалению, мысль Гейденгайна не имеет прочного основания: ей недостает прежде всего определения того влияния, которое имеет на нервную раздражительность самый акт перерезывания нерва, независимо от укорачивания пространства между его центральным концом и местом раздражения. В последних опытах Гейденгайна (Stud. d. physiol. Inst. zu Breslau, 1 Heft, 1861) оба момента слиты всегда вместе; исследовать их отдельно друг от друга он, стало быть, не мог. И если им не обращено внимания на эффект потрясения нерва вследствие его перерезки, то он, вероятно, отождествил этот эффект с последовательным изменением нерва за действием на него короткого электрического удара, которое, как показал Вундт, летуче (продолжается лишь секунды) и, следовательно, могло бы быть оставлено без внимания в таком продолжительном изменении нервной раздражительности, как наше (оно длится минуты). Сейчас будет, однако, показано, что отождествлять оба рода потрясения нерва невозможно.

Я поставил себе задачей — провести параллель между явлениями перерезки нерва и раздражения его электрическим ударом. Так как изменения нерва при последнем условии более или менее известны, то мне предстояло искать подобных же изменений и при первом условии. Сумма явлений, представленных нервом под влиянием электрического удара, может быть резюмирована следующим образом: в органе возникают два рода молекулярных движений — возбуждающее и поляризующее; оба распространяются по нерву в обе стороны от места раздражения и оба исчезают не мгновенно вслед за прекращением последнего, потому что в нерве остается состояние измененной раздражительности, характеризующееся тем, что нерв становится сначала раздражительнее к электрическим ударам одноименного направления, потом к ударам противоположного. Итак, следует испытать нерв при пере-

резке его во всех этих отношениях. Всякому, конечно, бросается в глаза, что между перерезкой нерва и действием на него электрическими токами той силы, которая обыкновенно употребляется при животноэлектрических опытах, существует в одном отношении огромная разница: в первом случае именно разрушаются те частицы нерва, которые непосредственно раздражаются. Казалось бы после этого, что для тождества условий нужно действовать на нерв токами столь сильными, чтоб они разрушали раздражаемые частицы. Легко понять, однако, что эти опыты должны быть последними: гораздо выгоднее сравнить сначала эффект перерезки с действием неразрушительного электрического удара, и, если окажется между ними разница, исследовать, насколько она зависит от разрушения нерва.

До сих пор я еще не имел под руками сильной гальванической батареи и потому исследование мое стоит еще на половине; но в нем уже существуют факты, имеющие отношение к вопросу, разбираемому Пфлюгером и Гейденгайном. Эти-то факты я и хочу сообщить.

Для решения, производит ли в нерве перерезка его поляризацию, я выбрал форму и объект опыта, сделавшиеся со времени знаменитых исследований Дюбуа-Реймона общеупотребительными для показания парадоксального сокращения. В икряной мышце лягушки перерезывалась ахиллова жила; самая мышца отщеплялась от соседних мускулов голени *, оставаясь в связи с бедренною костью, которой нижняя треть отделялась от двух верхних и очищалась от бедренных мышц. Икряная мышца связывалась известным образом с рамой пфлюгеровского миографа. Прочие части голени и лапы висели над рамой свободно. Мышца должна быть как можно менее отягощена. На здоровых, крепких лягушках

* Этим отщеплением предотвращается возможное возражение, что сокращение икряной мышцы от перерезки rami fibularis n. ischiadici есть вторичное с мышц, лежащих под икряной, на нервные ветви последней, идущие по ее передней поверхности.

перерезка rami peronei, которая, как известно, не дает у этого животного ни одной ветви к икряной мышце, производит в последней всегда небольшое сокращение, от $^1/_4$ до $1^1/_2$ мм вышины. Величина парадоксального сокращения, при прочих равных условиях, зависит больше всего от длины икряной мышцы; степень быстроты, с которой производится перерезка, имеет, вероятно, то же влияние.

Всякий, конечно, уже заметил из сказанного, какая разница существует здесь между эффектом электрического удара и перерезки нерва. Если, в самом деле, удар малоберцовой ветви достаточно силен, чтоб вызвать в соответствующих мышцах наибольшее сокращение, как это производит перерезка нерва, то и парадоксальное сокращение икряной мышцы бывает значительно; при перерезке же, как было сказано, оно едва заметно. В чем лежит причина этого различия, покажут будущие исследования; теперь же можно лишь думать, что поляризация нерва от его перерезки очень слаба. Сделавши такое предположение, нужно было испытать, подчиняется ли она известно́му для этого явления закону ослабления силы с удалением от места раздражения. Для определения этого в науке существуют два пути и оба были испытаны. Место перехода поляризации с малоберцовой ветви нерва на большеберцовую есть место слития обеих ветвей в нервный ствол; стоит только сравнить между собою величину парадоксального сокращения в случаях, когда нерв перерезывается вблизи этого места и возможно далеко от него. На этом основании малоберцовая ветвь перерезывалась раз близ места слития обеих ветвей, другой, вместо нерва, перерезывалась посредине вся голень (разумеется, за исключением икряной мышцы), перерезывалось, стало быть, периферическое разветвление нерва. В последнем случае парадоксального сокращения или вовсе не было, или оно было слабее, чем при первом условии. Мне могут сделать возражение, что в этих опытах условия перерезки нерва неодинаковы — раз перерезывается нервный ствол, другой — его мышечные ветви. Чтоб избежать этого, едва ли дельного,

возражения, я и должен был прибегнуть к другому способу решения того же самого вопроса. Раз уже было замечено, что электрический удар, как показал Вундт, усиливает в нерве восприимчивость к ударам одноименного направления и что это состояние измененной раздражительности продолжается обыкновенно несколько секунд после каждого удара. В нашем случае, где и первичная поляризация нерва от перерезки его очень слаба, нужно ожидать, что вторичная может оставить по себе след только в самой близи места перерезки, т. е. в месте слияния главных нервных ветвей в ствол; в частях же последнего, более удаленных отсюда, последовательного изменения не должно быть. Для решения вопроса нужно, следовательно, раздражать нервный ствол в различных расстояниях от расхождения его на две главные ветви: раз — при нормальных условиях, другой — тотчас после перерезки малоберцовой ветви. Понятно, что в каждых двух сравниваемых между собою опытах место и сила раздражения нерва должны оставаться постоянными, и самый способ определения величин мышечного сокращения настолько тонок, чтобы малейшее изменение в условиях раздражения давало ощутительные колебания этих величин. Я раздражал нерв размыкательными индукционными ударами. Для регулирования их силы в цепь первичной спирали был введен реохорд как побочное замыкание, тангенсная буссоль и электромагнитный замыкатель и размыкатель тока Пфлюгера. Электродвигателем служили элементы Грове с тщательно амальгамированным цинком и дымящейся азотной кислотой. Электроды, не дающие поляризации, состояли, по идее Мейсснера, из двух амальгамированных цинковых пластинок с бумажными подушками, пропитанными водным раствором сернокислого цинка, и белочными подстилками. Эти электроды были связаны с миографом Пфлюгера следующим образом: по обеим сторонам щели, ведущей в полость стеклянного колпака, наклеены на доску стеклянные пластинки, а на них поперек щели — цинковые. Последние с одного конца загнуты под прямым углом и к этим восходящим частям пластинок

прикреплены проволоки от концов вторичной спирали. Чтобы ограничить поверхность соприкосновения нерва с белочными подстилками, на последние клались во время опытов стеклышки. Расстояние между электродами было 2—3 мм. Однородность электродов испытывалась посредством очень чувствительного мультипликатора в 22 000 оборотов. Тот же инструмент служил и для определения, не дают ли эти электроды поляризации, когда на них лежит нерв минут пять. Метод выдержал все эти пробы. Со стороны чувствительности он тоже оказался удовлетворительным: поляризация нерва током другого давала ощутительные колебания в величине мышечного сокращения. Форма мышечно-нервного препарата осталась в этих опытах та же самая, которая описана при определении парадоксального сокращения от перерезки нервной ветви.

Если предположить, что центральный отрезок малоберцовой ветви поляризуется при перерезке ее в восходящем направлении, то вторичная поляризация соседних волокон (ram. tibialis) будет нисходящею, и в последних раздражительность будет возвышена к нисходящим электрическим ударам. Опыт дает, однако, совершенно противоположный результат: тотчас после перерезки r. peronei раздражительность r. tibialis не только бывает не повышена, а, напротив, понижена, и ослабление это ощутимо не только вблизи места слияния ветвей, но и около седалищного сплетения, из которого развивается нервный ствол. Состояние пониженной раздражительности длится примерно с минуту и после этого нерв становится, наоборот, даже раздражительнее, чем при нормальных условиях. И последнее изменение ощутимо на большом протяжении нервного ствола. Из описанных явлений, конечно, ясно следует, что поляризация нерва от его перерезки во всяком случае не восходящая. Нужно было испытать теперь эффект перерезки малоберцовой ветви при раздражении соседних волокон восходящими ударами. Но и здесь результат был такой же, какой получен при первом условии: опять, вслед за перерезкой, раздражительность падала, потом нарастала

выше нормального. Всякий согласится, конечно, что такие результаты, уже по своей неожиданности, чтобы не сказать странности, требовали особенного внимания. Прежде всего нужно было убедиться, что они вызваны, действительно, перерезкою нервной ветви, а не другими какими-либо обстоятельствами. Что касается до наступающего вслед за перерезкой понижения раздражительности, то оно могло быть произведено или ослаблением раздражающего тока в течение времени от первого индукционного удара нерву до второго (между ними лежит перерезка нерва), или обусловиться наступившим в течение того же самого времени понижением раздражительности вследствие умирания нерва. Как то, так и другое, однако, несправедливо: время, протекающее в этих опытах от первого индукционного удара до второго, не более $1^1/_2$ мин.; в такой короткий промежуток сила тока, как я уверился из прямых наблюдений, не претерпевает ощутительных колебаний. Понижения же раздражительности от умирания нерва допустить потому нельзя, что описанный эффект перерезки получался и на нервах, только что отделенных от центра, в которых раздражительность, как известно, сначала нарастает. Те же самые возражения, только в обратном смысле, могут быть, конечно, сделаны и против нарастания раздражительности, являющегося вслед за понижением ее. Говорить здесь о колебании силы тока, как причине явления, еще более неуместно, чем прежде, потому что нарастание раздражительности наступает средним числом через 1 минуту после перерезки, а этого времени достаточно, чтобы регулировать силу тока в случае, если бы она изменилась до прежней величины. Для того же, чтобы установить независимость явления и от известного колебания раздражительности, вследствие умирания нерва (по Пфлюгеру), нужно было производить опыты перерезки с такими органами, в которых раздражительность начала уже падать. Повышение раздражительности после перерезки малоберцовой ветви замечается и в этом случае, но часто уловить его очень трудно, потому что оно очень

летуче, и потому для установления этого факта нужно много опытов.

Таким образом, связь между перерезкой нервных ветвей и описанными изменениями раздражительности в соседних волокнах доказана. Посмотрим теперь, какие новые условия вводит в опыт перерезка нервной ветви и насколько зависят от каждого из них описанные колебания нервной раздражительности.

Условий этих три: 1) при перерезке происходит особого рода потрясение нервных частиц; 2) внутренность нервного волокна приходит в соприкосновение с атмосферным воздухом; 3) перерезкой малоберцовой ветви уменьшается величина общего поперечного разреза периферического пути возбуждения, если раздражается весь нервный ствол, и [происходило бы] укорочение пути возбуждения, если б раздражались только те волокна, которые перерезаны. Сказать наперед, который из этих моментов не деятелен в произведении разбираемых явлений, который производит то изменение и который другое, разумеется, нельзя — нужны опыты. Начнем же с определения значения последнего момента. Показать, что он не играет никакой роли в разбираемых изменениях раздражительности очень легко: когда уже перерезана малоберцовая ветвь, нужно найти minimum мышечного сокращения при раздражении нервного отвода; потом от центрального отрезка перерезанной ветви отрезать небольшой кусок нерва; при этом величина сокращения столько же, иногда и больше, нарастает против предшествующего, как при первой перерезке нервной ветви. Понятно, что второй перерез уже не суживает общего периферического пути возбуждения и укорачивает частный так мало, что из этого укорочения было бы странно выводить столь же большое нарастание раздражительности, как при первой перерезке, когда укорочение пути было действительно велико. Итак, третий момент не играет роли в произведении описанных колебаний нервной раздражительности.

Посмотрим, не влияет ли на последние соприкосновение внутренности перерезанных волокон с атмосферным воздухом. Чтобы предупредить это соприкосновение, я перерезывал малоберцовый нерв ножницами, которых ветви окунались предварительно в оливковое масло, — понижение и повышение раздражительности все-таки происходило. Нужно, однако, признаться, что ручаться здесь за изоляцию нервного поперечного разреза от воздуха нельзя: так как поверхность его смочена водяными растворами, то прилипание к нему масла едва ли вероятно. Чтобы придать тем не менее доказательную силу этим опытам, я погружал в большую каплю масла центральный конец нервного ствола и, найдя minimum мышечного сокращения, отрезывал от нерва куски под маслом. При нормальных условиях эта перерезка должна, как известно, усиливать нервную раздражительность; то же самое было и теперь, несмотря на то, что доступ воздуха к новому поперечному разрезу нерва был положительно невозможен. Конечно, никто не сочтет натяжкой, если я перенесу этот результат с нервного ствола на его ветвь. Следовательно, и доступ атмосферного воздуха к новому поперечному разрезу не играет роли в произведении понижения и повышения раздражительности. Таким образом, путем исключения мы дошли, что оба замеченные нами колебания раздражительности обязаны своим происхождением тому действию перерезки, которое заключается в известном потрясении нервных частиц.

Отсюда до механизма самого процесса, разумеется, еще далеко. Я не хочу теперь даже и касаться щекотливого вопроса о степени истинности так называемого закона изолированной проводимости возбуждения по отдельным волокнам, а прямо перехожу к той стороне разобранных явлений, которой они соприкасаются с предметом спора между Пфлюгером и Гейденгайном.

С одной стороны, сейчас было доказано, что перерезка нервных волокон вызывает в соседних сначала понижение, потом нарастание раздражительности; с другой — уже давно

известно, что то же самое происходит и в непосредственно перерезанных нервных волокнах. Всякому, например, известно, что у лягушки, по отделении головного мозга от спинного, задняя часть туловища представляется сначала как бы парализованною, потом в ней постепенно развивается усиленная против нормального рефлективная деятельность. То же самое в сущности бывает и с движущим нервом по отделении его от центра. Кто делал много опытов с мышечным сокращением без металлов, посредством наложения нерва на мышцу, тот знает, что сокращение почти никогда не является в первую минуту по перерезке нерва; по истечении же этого времени неудачи, напротив, почти никогда не бывает. Итак, оба рода явления представляют на первый взгляд полную аналогию. Следовало бы теперь доказать существование ее и в подробностях их, т. е. показать, что при возможно одинаковых условиях оба ряда колебаний раздражительности сходны между собой по величине, распространению их по нерву и по развитию во времени. Решение этой задачи представляет, к сожалению, во многих частностях непобедимые трудности; потому относящиеся сюда опыты сделали аналогию, так сказать, более рельефной, но не доказали ее вполне. Нечего, кажется, и говорить, что для сравнения эффектов перерезки нервного ствола и малоберцовой ветви, мерилом которых должна служить величина сокращения икряной мышцы, опыты должны производиться над одним и тем же нервом; притом место и сила раздражения должны оставаться постоянными, и первое, сверх того, одинаково удалено от мест перерезки. Эти условия во всех опытах и были выполнены; но вот трудности, которые по самой своей сущности не могли быть предотвращены. При всякой перерезке нервного ствола в волокнах его, идущих к икряной мышце, развивается сильное возбуждающее движение; при перерезке же малоберцовой ветви это движение, как показано выше, чрезвычайно слабо. Вот уже первая возможность сделать условия перерезки в обоих случаях совершенно тождественными. Значение этого обстоятельства

только отчасти ослабляется наблюдениями Вундта, по которым последовательный эффект возбуждающего движения в нерве рассеивается в течение нескольких секунд, потому что он раздражал нерв токами, не дающими наибольшего мышечного сокращения, здесь же, т. е. при перерезке, оно всегда бывает. Это обстоятельство принудило меня раздражать нерв после каждой перерезки не ранее как через 1 минуту. Таким образом, ускользнул от сравнения период пониженной раздражительности в обоих случаях. К счастью, это обстоятельство не важно, потому что нас исключительно интересует нарастание раздражительности. Если бы долее оставить при начале опыта нервный ствол в связи с нервным центром и поставить рядом эффект 1-й перерезки малоберцовой ветви с эффектом отделения нервного ствола от центра, то в опыт вводилось бы еще новое несходство условий: после первой перерезки рефлекс с чувствующих волокон на движущие не уничтожался бы, а после 2-й его уже нет. На этом основании я сравнивал между собой лишь эффекты отрезания кусков от центральных концов как нервного ствола, так и малоберцовой ветви. Наконец, последнее замечание. Опыты с отрезыванием кусков от одного только нервного ствола показывают, что в свежих нервах нарастание раздражительности является не мгновенно, а происходит постепенно вслед за угнетенным ее состоянием; поэтому доказать то же самое на нерве, уже отделенном от центра, и для перерезки малоберцовой ветви невозможно. Таким образом, пришлось ограничиться сравнением величин нарастания раздражительности и степени распространения этого изменения по нерву.

На основании всех высказанных предосторожностей опыт принимал такую форму: нервный ствол отделялся от центра и перерезывалась малоберцовая ветвь; место раздражения лежало в равном расстоянии от обоих разрезов. Нервный ствол раздражался слабым индукционным ударом. Через 1 минуту отрезался кусок, например, от ветви, через 1 минуту новый удар; по истечении того же времени — кусок от ствола

и через 1 минуту — последний удар. Таким образом, время от первого до последнего удара было равно 4 минутам. Понятно, что при этом условии и при постепенности нарастания раздражительности от перерезки нерва, на величину мышечного сокращения должно было влиять и то обстоятельство, перерезывался ли ранее нервный ствол или малоберцовая ветвь. В отдельных опытах мне и случалось получать бо́льшую величину мышечного сокращения после перерезки ветви, чем вслед за такой же операцией над стволом (пример тому показан ниже, на рис. 5 и 6). Но вообще опыты показали, что перерезка ствола, как и следовало ожидать, действительнее. Этот перевес замечается особенно резко на нервах, начинающих умирать, т. е. когда раздражительность начинает падать. При этом условии нарастание последней бывает в обоих случаях летуче; но при перерезке ствола вообще значительнее. В последующие же периоды умирания нерва, когда перерезка нервного ствола производит ускорение смерти, то же самое происходит и при перерезке малоберцовой ветви.

Для определения, влияет ли на величину нарастания раздражительности близость места перерезки малоберцовой ветви от места раздражения (для перерезки ствола это уже давно доказано), я перерезывал раз все мышечные ветви r. peronei, другой раз — самый малоберцовый нерв. Последний разрез оказывался вообще более действительным.

Что касается, наконец, до степени распространения эффекта перерезки нервной ветви, то выше уже было замечено, что его можно уловить и в тех точках нервного ствола, где последний переходит в сплетение. Следовательно, в этом отношении эффекты перерезки ствола и ветви сходны между собой *.

---

* При этом случае не могу не упомянуть опыта перерезки седалищного нерва и его ветви у наркотизованной опием собаки. Электроды, не дающие поляризации, состояли из двух каучуковых трубок, в концы которых были ввязаны с одной стороны выстоявшие из них цинковые палочки, с другой — пробки, через которые в полость трубки проникали

Итак, опытами доказано, что между явлениями измененной раздражительности нерва от перерезки всех его волокон или одной части их существует большое сходство. Что может быть естественнее, после этого, мысли, что оба изменения обязаны своим происхождением одним и тем же причинам? Последние найдены при перерезке ветви в том потрясении нервных частиц, которое производится самой операцией. Стало быть, этот самый момент деятелен и при перерезке нервного ствола. Так как опыты не распространяются на случай первой перерезки последнего, причем он отделяется от нервного центра, то случай этот, как заключающий в себе иные условия сверх разобранных, здесь и исключается. Что же после этого с гипотезой Гейденгайна? Для случаев умирающего нерва она оказывается положительно несправедливой. Здесь нарастание раздражительности столько же летуче при перерезке нервного ствола — удалении частиц, мешающих повертыванию молекулов — как и при перерезке малоберцовой ветви, где о таком удалении, конечно, и речи быть не может. Следовательно, поскольку гипотеза Гейденгайна опирается на опыты с умирающим нервом (l. c., стр. 15), постольку она несправедлива вообще.

проволоки от вторичной спирали. Для сообщения концов их с цинком в трубки наливалась ртуть. Внешние части цинковых палочек амальгамировались и покрывались, каждая отдельно, слоем бумаги, пропитанной раствором цинкового купороса и белка. Для регуляции силы индукционных ударов приняты были те же предосторожности, какие описаны в опытах с лягушками. Сила сокращения икряной мышцы, обнаженной от покровов, определялась на глаз. Предварительно был перерезан нервный ствол и найдена сила тока, дающая едва заметное содрогание m. gastrocnemii. Потом перерезывались все ветви n. ischiadici, за исключением тех, которые идут к икряной мышце, и через 1 минуту после того ствол снова раздражался. Усиление было явное, несмотря на то, что место перерезки ветвей отстояло от места раздражения по крайней мере сантиметра на 2. Свидетелем этого единственного опыта был г. Заварыкин.

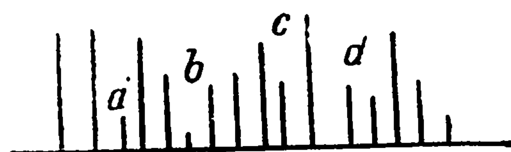


Рис. 1

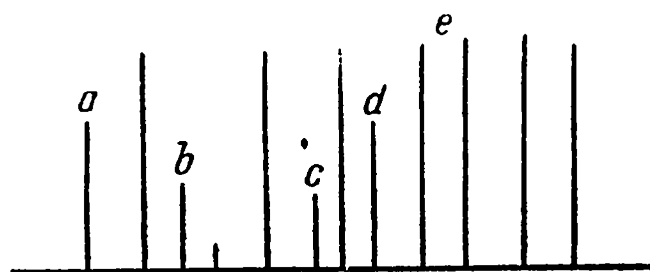


Рис. 2

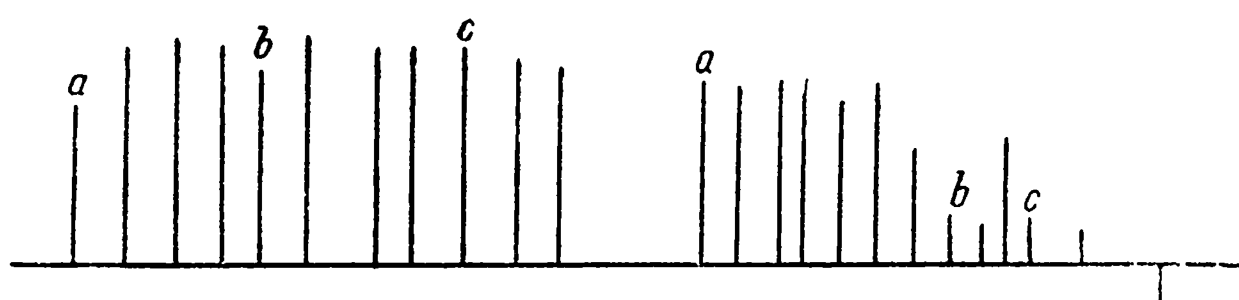


Рис. 3

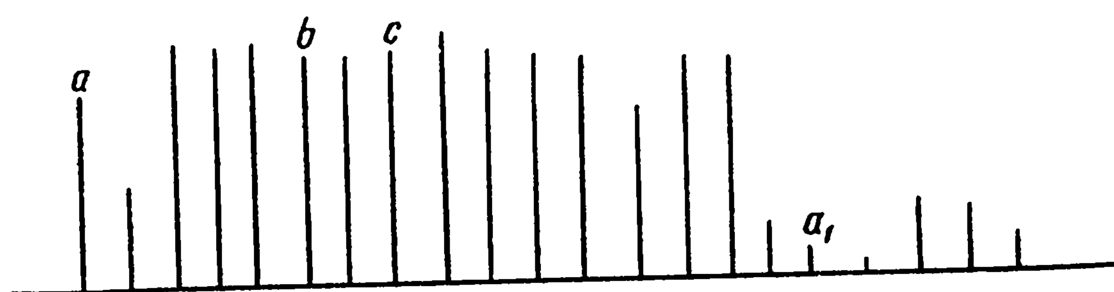


Рис. 4

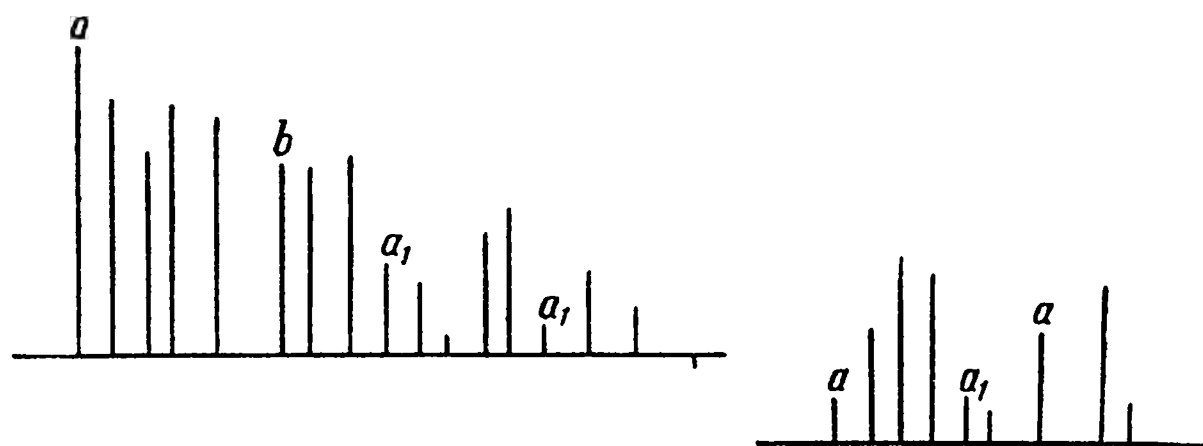


Рис. 5

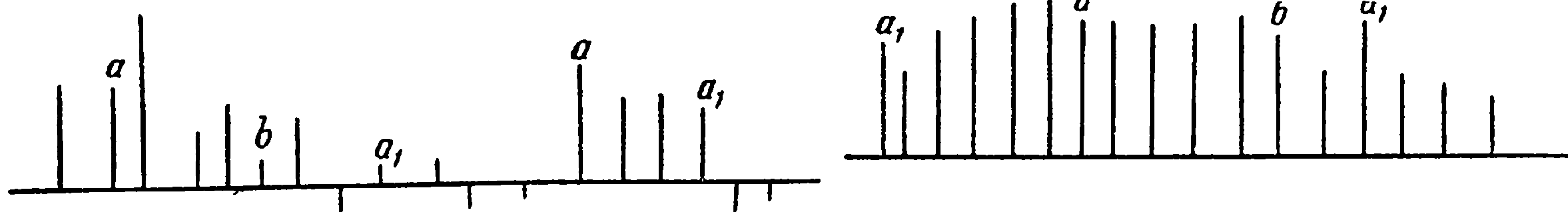


Рис. 6

В заключение я должен сказать, что в основе предлагаемого исследования лежит более 300 опытов. Только при таком числе их возможно было уловить наиболее тонкие отношения между величинами мышечного сокращения при различных условиях перерезки. С целью облегчить путь экспериментатору при повторении всех описанных опытов, привожу несколько рядов мышечных сокращений, указывающих, что чем сильнее раздражение нерва, тем вообще слабее эффект перерезки [рис. 1—6]. Ординаты под буквами *a*, *b*, *c*, *d*, *e* обозначают minima мышечных сокращений, предшествующие 1-й, 2-й, 3-й и т. д. перерезке малоберцовой ветви; под a_1 — те же величины, предшествующие перерезке нервного ствола. Черты под абсциссой обозначают отсутствие мышечного сокращения.

О ЖИВОТНОМ ЭЛЕКТРИЧЕСТВЕ



О ЖИВОТНОМ ЭЛЕКТРИЧЕСТВЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ ОТ АВТОРА

Поводом к обнародованию лекций о животном электричестве [6], читанных мною гг. врачам, служило главнейшим образом то обстоятельство, что до сих пор не только в русской, но и в иностранной литературе не существует сочинения, в котором было бы изложено это учение в его современном состоянии как с догматической, так и с методологической стороны. Учебники физиологии, по самому смыслу их, занимаются почти исключительно первою; а между тем для всякого, желающего изучить предмет ближе, нужно, конечно, познакомиться и с приемами исследования. Имея во время курса слушателями гг. врачей, знакомых с догматическою стороною учения о животном электричестве, я имел право обращать их внимание преимущественно на употребляемые в этом отделе физиологии способы исследования; теперь же, публикуя лекции, я желал бы сделать их полезными и для начинающего; поэтому разработал и догматическую сторону вопроса. Отсюда несовершенное сходство между читанным прежде изустно и писанным теперь. Кроме того, со времени окончания лекций появились новые исследования, представляющие некоторые из частных вопросов в новом свете: их я не мог не принять к сведению. Следовательно, вообще писанные лекции вышли полнее изустных.

Имя, под которым они появляются в свет, требует также объяснения. Под словом «животное электричество» в них соединены две группы явлений: электродинамическая деятельность нервов и мышц (учение о животном электричестве в тесном смысле) и явления электрического раздражения этих органов. Дюбуа-Реймон в своем знаменитом сочинении о животном

электричестве старался, как известно, провести мысль о причинной связи между обоими рядами явлений; новейшие же исследования пошатнули ее; и потому в настоящее время возможна точка зрения, с которой может казаться непозволительным соединять их под одним общим именем. Я сделал это, однако, и на том основании, что пока будущие исследования положительно не докажут отсутствия связи между электродинамическою и физиологическою деятельностью мышц и нервов, до тех пор точке зрения Дюбуа, как более широкой и плодотворной, должно быть отдано преимущество. Всякий убедится, однако, из текста, что из-за поддержания мысли Дюбуа я не насиловал фактов. Влияние ее отразилось разве на объеме, в котором изложено учение о возбуждении мышц и нервов к деятельности: сюда не вошло именно описание раздражения этих органов другими деятелями, кроме электрического тока. Опущение это, к счастию, неважно, если принять в соображение современное положение вопроса о химическом и механическом раздражении нервов и мышц. При изучении возбуждения последнего органа я не вдавался в подробное описание процесса мышечного сокращения на том основании, что вопрос об отношении формы последнего к форме раздражения до сих пор еще очень мало разработан. А мышечное сокращение касается круга нашего исследования только этою стороною, другими оно относится в отдел животного движения.

Что касается, наконец, до источников при составлении лекций, то всякий, знакомый с делом, убедится, конечно, из содержания их, что я пользовался всеми замечательными монографиями (или рефератами об них) по этому отделу, вышедшими в свет со времени обнародования Дюбуа первых двух томов его сочинения о животном электричестве. В заключение позволю себе думать, что предлагаемое сочинение не есть пассивная передача всего сделанного для животного электричества в новейшее время, а плод самостоятельного изучения этого отдела физиологии.

I

Историческое обозрение учения о животном электричестве со времени Гальвани до работ Маттеуччи и Дюбуа-Реймона

Прежде чем начну изложение предмета, означенного в объявлении о курсе, считаю нужным сказать несколько слов об общем значении в физиологии тех вопросов, которые войдут в состав наших бесед, и о способе изложения самого предмета. Этим, я надеюсь, определится общая точка зрения на наши беседы и устранится возможность недоразумений, обманутых ожиданий и пр. Было время — и оно прошло еще очень недавно, — когда главнейшая, почти исключительная, задача электрофизиологии заключалась в том, чтобы доказать тождество так называемой нервной силы с электрическою. Даже Дюбуа-Реймон, во время обнародования начала своего знаменитого сочинения о животном электричестве, находился еще под влиянием этой мысли. В настоящее время, однако, когда учение об электрическом раздражении нервов и мышц так быстро двигается вперед, цель эта становится уже узкою, и потому второстепенною: теперь главная задача электрофизиологии заключается в познании того механического плана, который лежит в основе устройства мышцы и нерва. Решение этой задачи, конечно, одной из главнейших, если не самой главной в физиологии мышечной и нервной систем, лежит, к сожалению, еще в далеком будущем. Наука пока выяснила себе лишь путь для достижения этой цели, да приобрела несколько намеков на ту тонкую организацию мышцы и нерва, которою обусловливается их физиологическая деятельность. Тем не менее всякий из нас, знакомый с трудностями физиологического исследования, встретит, конечно, радушно этот богатый будущим зародыш нового учения, особенно если вспомним, что истинно-научная разработка относящихся сюда вопросов началась, можно сказать, на нашей памяти. Я, с своей стороны, приложу особенное старание к тому, чтобы провести высказанную основную мысль электрофизио-

логии через весь курс, и буду совершенно счастлив, если мне в то же время удастся убедить моих почтенных слушателей в важности строгого физического способа для решения разбираемых нами основных вопросов. С последнею целью, я, при изложении фактической стороны учения, буду больше всего налегать на способы исследования, т. е. постараюсь определить смысл каждого, повидимому, мелочного приема. Для этого мне нужно будет вдаваться иногда в область физики, и, конечно, ради ясности, мне простятся такого рода отступления. Все опыты будут делаться на ваших глазах, и я уверен, что при таком способе изложения тот из слушателей, который не производил их еще сам, получит на это полную возможность.

Приступаю теперь к историческому обзору учения о животном электричестве.

Начало его выразилось мыслью, что сила, действующая в нервах, тождественна с электрическою. Родоначальник этой мысли есть, по розысканиям Дюбуа-Реймона, лейпцигский профессор Гаузен, умерший в 1743 г. У него, равно как и у следовавших за ним (де-Соваж, des Hais, Laghi), мысль эта была, однако, очень шатка, потому что составилась на основании очень поверхностных аналогий между двумя агентами, и потому экспериментаторам, как Галлер и Фонтана, не трудно было опровергнуть это мнение, хотя первый из них, отвергая электричество, и мирился на туманном представлении о животном духе в нервах. Мысль о тождестве нервного начала с электричеством, однако, не уничтожилась, и когда в конце последнего столетия Вальш и Кавендиш доказали электрическую натуру ударов электрических рыб, она получила в этом открытии такую крепкую опору, что пережила впоследствии даже удары великого ума Вольты, убившего ее, казалось, окончательно.

Гальвани, отец нашего учения, был из числа верующих в животное электричество. Он явился в то время, когда, сверх открытия Вальша и Кавендиша, было уже известно

действие электрических разрядов на сокращение мышц. Деятельность Гальвани начинается описанием опыта, произведенного им в 1780 г. и состоявшего в следующем: вблизи кондуктора электрической машины висела в воздухе задняя часть лягушки, обнаженная от кожи; когда машина приводилась в движение, то прикосновение к мышцам лягушки вызывало в них каждый раз сокращение. В этом опыте Гальвани удивило то обстоятельство, что лягушечий препарат не находился в соприкосновении с кондуктором машины, и хотя его удивление было уже и в то время неосновательно, потому что год назад до того объяснено было разрушительное действие молнии на предметы, сообщенные с землею, но далеко находящиеся от места рождения электричества, тем не менее мы должны благодарить судьбу за это удивление, потому что оно повело Гальвани к изучению влияния воздушного электричества на мышечное сокращение; плодом же последнего был, как известно, знаменитый опыт, родивший учение о гальванизме или динамическом электричестве.

Вот этот опыт: в садовой террасе была прикреплена к железной решетке посредством нитки и железного же крючка (впоследствии Гальвани стал говорить о медном, но это потому, что при этом условии опыт легче удается), проходившего через нижний отрезок спинного мозга, задняя часть лягушки таким образом, что ноги находились в соприкосновении с решеткой. Гальвани следил за тем, будет ли происходить содрогание мышц при разрядах воздушного электричества, и заметил с изумлением, что оно происходит не только при этом условии, но и всякий раз, когда крючок приходит в металлическое соприкосновение с решеткой. Болонскому профессору принадлежит, бесспорно, важная заслуга, что в этом опыте он отличил существенное от случайного и прямо перешел от него к изучению мышечного сокращения от наложения на нерв и мышцу дуги из одного и того же или двух различных металлов. В третьей части его знаменитого комментария «De viribus electricitatis in

motu musculari commentarius» находится уже ряд следующих фактов: только дуги из хороших проводников электричества (металлов) производят сокращение; сокращение происходит вернее, если концы дуг из однородных металлов, или если под один из концов однородной дуги подложена пластинка из другого металла (металлическая арматура мышцы или нерва); опыт одинаково удается, держать ли дугу в руке, или изолировать ее; сокращение происходит и под водою, но не под маслом; наконец, сокращение происходит и в том случае, если оба конца дуги находятся в соприкосновении с одним только нервом или с одной только мышцей. Все эти опыты Гальвани повторил на мышцах и нервах лягушки, птиц и млекопитающих. Мы же их повторим на голени лягушки, отделенной от тела вместе с седалищным нервом. Дугою будут нам служить два куска цинковой и медной проволоки, арматурой же при опытах с наложением однородной дуги — тонкие оловянные листочки. При этом я должен заметить, что наложение дуги из одного металла без арматуры не вызывает мышечных сокращений в здешних (петербургских) лягушках, что указывает, конечно, лишь на малую раздражительность этих животных в сравнении с итальянскими (рис. 1*).

От ряда этих фактов Гальвани перешел к объяснению их, и таким образом явилась его теория мышечного сокращения. Главные пункты этой теории суть следующие: мышца с нервом представляют лейденскую банку; поверхность мышцы наэлектризована отрицательно**, продолжение внутренней

* Шематическая фигура *ACB* будет всегда выражать мышцу с ее нервом; в ней *AC* есть, конечно, нерв, *BC* мышца. Поверх фигуры показано наложение однородной дуги с арматурой *к* на мышцу и нерв и на один нерв. С нижней стороны фигуры наложение дуг из разных металлов (меди и цинка). Сокращение происходит каждый раз, когда концы, обозначенные буквами *ц* и *м*, приходят во взаимное прикосновение.

** Я не упоминаю об опытах Гальвани, имеющих целью доказать это, потому что опыты эти не имеют смысла.

поверхности, наэлектризованной положительно, — кондуктор лейденской банки — есть нерв. Накладывание металлической дуги на нерв и мышцу вызывает движение электричества — разряд; положительное электричество идет изнутри мышцы через нерв на ее внешнюю поверхность и при этом раздражает мышечные волокна; отсюда сокращение. Место рождения электричества не есть самая мышца, а мозг; отсюда

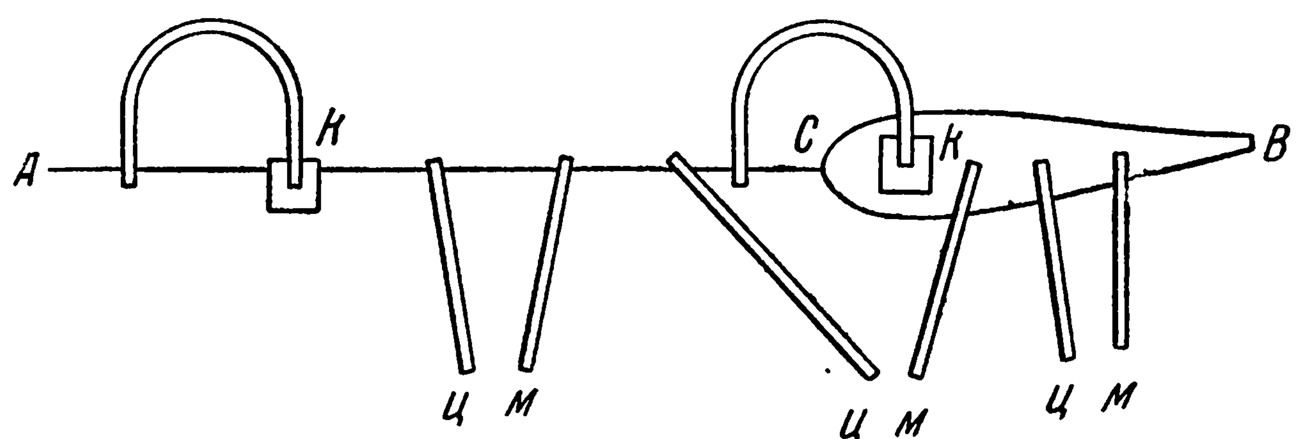


Рис. 1

по нервам, наполненным жидкостью, легко проводящею электричество, оно идет внутрь мышцы и там скопляется. Для того же, чтобы на пути по нерву электричество не рассеивалось в стороны, Гальвани придал нерву масляную оболочку. Электричество, родящееся в мозгу, он назвал, конечно, животным, и таким образом для Гальвани сбывались старые мечты о тождестве нервного начала с электричеством.

Теория эта была очень слаба даже для того времени: не говоря уже о том, что она вводила несколько совершенно произвольных воззрений на анатомическое устройство мышцы и нерва и не давала отчета в том, почему наложение разнородной дуги легче вызывает сокращение, чем однородной, теория эта сильно грешила против фактов, найденных самим же Гальвани, именно против мышечного сокращения от наложения дуги на один только нерв или на одну только мышцу. Тем не менее новизна и оригинальность фактов, обнародованных Гальвани, была так выразительна для современников, что теории Гальвани подчинился вначале даже великий ум Вольты.

Он начал изучать явления мышечного сокращения определением чувствительности лягушечьего препарата (задние конечности с тазом и нижней частью позвоночника) к электрическим разрядам. Потом старался найти электроскопическую меру напряжения электричества на поверхности мышцы и определить знак его. Повторяя далее опыты Гальвани, он наткнулся, как говорит, самостоятельно на сокращение мышцы от наложения дуги на один только нерв, и этого было, конечно, достаточно, чтобы теория мышечной лейденской банки для него пала. С этой минуты наложение металлической дуги на нерв есть для него только новое средство возбуждать деятельность нервной силы. От его зоркого ума не ускользает, конечно, и то обстоятельство, что разнородная дуга вызывает мышечное сокращение легче, чем однородная, и он приступает к опытам с наложением разнородной дуги на живую мышцу человеческого тела. Язык кажется ему очень удобным для этих опытов органом. Он кладет себе под язык оловянную пластинку, поверх языка серебряную ложку и подходит к зеркалу, чтобы видеть сокращение языка. Смыкает свободные концы металлов и вместо мгновенного сокращения получает постоянное вкусовое ощущение, длящееся всё время, пока металлы сомкнуты. Опыт этот еще больше утверждает Вольту в мысли, что наложение разнородной дуги есть лишь новое средство к возбуждению нервной деятельности, и он уже подозревает развитие этого возбудителя в соприкосновении металлов между собою. Это случилось в том же 1792 г., в начале которого Вольта был еще приверженцем идей Гальвани. Недолго задумался он и над сокращением от однородной дуги: в том же году в его письмах к Кавалло проглядывает уже мысль, что однородность концов металлической дуги может быть лишь кажущаяся — достаточно разницы в полировке, твердости и пр., чтобы быть им разнородными. Тем не менее опытов в подтверждение своих слов он тогда еще не сделал. В течение следующего года у него выработалось убеждение, что в произведении силы, вызывающей мышечное

сокращение, участвует, кроме соприкосновения разнородных металлов между собою, соприкосновение их с жидкостью, пропитывающею нервы и мышцы, и он уже предлагает слово металлическое электричество взамен животного, как более соответствующее делу. В своем мнении, что однородность концов дуг может быть лишь кажущаяся, он уже укрепился следующими опытами: если взять железную дугу, не дающую сокращения при ее наложении, и один из концов согреть в кипятке, потом, быстро охладивши, приложить к нерву, то получается сокращение. То же бывает с свинцовою дугою, не дававшею сокращения, если один из концов ее срезать, т. е. обновить на нем металлическую поверхность. Сокращение можно получить даже на наших лягушках, если один из концов железной дуги закалить, т. е., накаливши докрасна быстро охладить опущением в воду.

Здесь в защиту Гальвани выступает на сцену племянник его Альдини. Думая устранить возражение Вольты против однородности дуг из твердых металлов, он придумал опыт, в котором дуга, накладываемая на нерв и мышцу, состоит из очищенной ртути. В чашку с ртутью он ставит на подставке другую чашку, наполненную тем же металлом. Лягушечий препарат отрезком спинного мозга касается металлической поверхности в верхней чашке, а ногами — в нижней. В дне верхней чашки сделано отверстие, которое может закрываться и открываться; при последнем происходит вытечение ртути непрерывною струею и, следовательно, металлическое замыкание точек нижних конечностей с точками спинного мозга. При этом происходит, по словам Альдини, сокращение. Опыт этот, как легко было ожидать, не разубедил Вольту в его мнении, потому что из однородности двух металлических масс не следует еще однородности их свободных поверхностей, а последние играют в опыте Альдини, конечно, роль; и потому ответом со стороны Вольты было приглашение произвести мышечное сокращение без всякого участия металлов. Этот вызов имел громадное значение в истории нашего

учения. В 1793 г. вышло анонимное сочинение Гальвани «Dell uso e dell' attività dell'arco conduttore nei contrazioni de'muscoli», в котором, между прочим, описан способ вызывать мышечные сокращения в лягушке без помощи металлов. Это были первые опыты, которые, как увидим впоследствии, действительно доказали существование электрических токов в мышцах. Форм этих опытов есть несколько, но самая изящная заключается в опрокидывании отсепарованного из бедра лягушки седалищного нерва на заднюю поверхность обнаженной икряной мышцы. Опыт этот удается и на наших лягушках, если нерв отсепарован вместе с его сплетением и касается верхним концом места перехода мяса в сухую жилу; в первые секунды по отсепаровании нерва опыт обыкновенно не удается, но спустя, например, $^1/_2$— 1 мин. уже является сокращение при сообщении нерва с мышцей. Как бы предчувствуя возражение Вольты, Гальвани старается устранить всякую мысль о происхождении мышечных сокращений в этих опытах от механического сотрясения нерва. Для этого отсепарованный нерв он бросает на стекло, мрамор, серу (изоляторы) и не получает сокращений; то же если нерв падает на мышцу, покрытую слоем масла или лака. Вольта был озадачен этими опытами и возражения его, как он сам после признается, были очень слабы.

II

Продолжение исторического обозрения. — Современный способ исследования животных частей относительно их электродинамических свойств. — Мультипликатор Дюбуа-Реймона

Прошлый раз мы остановились на моменте, чрезвычайно важном в истории животного электричества. Гальвани открыл способ производить мышечное сокращение без участия металлов и устранил мысль о происхождении его от механического

сотрясения нерва. Тем не менее Вольта, озадаченный этими опытами, производит здесь сокращение от сотрясения нерва. Он говорит: как бы осторожно ни прикладывался нерв к мышце, во всяком случае при сближении их влажных поверхностей являются капиллярные силы, которыми нерв быстро притягивается к мышце и, следовательно, сотрясается. Вы видите, что Вольта был в большом затруднении — он обошел молчанием те опыты Гальвани, которые ясно говорят против его возражений. Это была минута торжества для болонской школы; но она длилась недолго. В то время Вольтой был уже составлен электромоторный ряд проводников 1-го класса и он уже высказал убеждение, что электрический ток родится от соприкосновения двух проводников 1-го класса с жидкостью (проводником 2-го). Заметив, что опыт мышечного сокращения без металлов удается лишь в том случае, если нерв касается места перехода мышечного мяса в сухую жилу, он объяснил сокращение так: для развития электрического тока нужны три вещества; в опытах Гальвани два из них суть мясо и сухая жила, третье есть кровь, лимфа, которыми всегда смочена поверхность мышц; к этому месту прикасается нерв; ясно, что развивающийся здесь ток действует на него и производит мышечное сокращение. В подкрепление своей мысли он приводит и опыты. Если обмыть лягушечий препарат несколько раз водою, то сокращения нет. Если препарат мало чувствителен и при обыкновенных условиях сокращения его слабы, то легко усилить их: стоит только смочить место, куда прикладывается нерв, слюною, кровью, мочою, щелочью, кислотою и пр. Мысль эта бьет всякому в глаза своей талантливостью, но она была гипотетична: в основе ее лежит произвольное для того времени положение, что проводники 2-го класса, к которым, конечно, должны относиться мясо и сухая жила, как вещества, пропитанные водяными растворами, могут своей комбинацией родить электрический ток. Тем не менее всякий, конечно, согласится, что в этой мысли лежит задаток будущего здравого

воззрения на электрические явления животного тела, и в этом заключается оправдание гипотезы Вольты; не говоря уже о том, что ею сводятся два, повидимому совершенно разные, явления (сокращение без металлов и от наложения на нерв разнородной металлической дуги) на одну и ту же в сущности физическую причину.

Здесь между Вольтой и Гальвани становится Гумбольдт. Дюбуа-Реймон старается придать исследованиям последнего значение работ, спасших животное электричество; но это едва ли справедливо. Гумбольдт находит, что сокращение мышцы происходит не только в случае соприкосновения нерва с местом перехода мяса в сухую жилу, но и при соприкасании только с первым. Вольта этим, конечно, не убит: на поверхности мышцы могут быть случайные электрические противоположности, тем более что Гумбольдт для своих опытов не обмывал мышцу водою. Что же касается опытов последнего с мышечным сокращением от наложения однородной металлической дуги из ртути, то они уже по своей форме заключают в себе условия для изменения металлической поверхности, — именно вследствие неодновременного соприкасания с ней нерва и мышцы, — и потому не могут опровергать Вольты. Итак, комскому[7] физику было бы легко отвечать на эти возражения, но ему было не до того: в его уме зрело в то время устройство аппарата, знаменитого в истории физики и известного под именем вольтова столба.

В 1797 г. слышится последний раз голос Гальвани. Он всячески старается исключить из опытов с мышечным сокращением без металлов мысль о механическом сотрясении нерва, и между прочими опытами приводит следующее замечательное наблюдение: если нерву мышечного препарата, лежащего на изолированной подставке, придано изогнутое положение, как показывает *aa* (рис. 2), и поверх его кладется нерв другого препарата *bb* таким образом, что одною точкою последний касается поперечного разреза первого нерва, а

другою — его поверхности, то при этом происходит сокращение второго мышечного препарата, а иногда и первого вместе со вторым. Мысль о происхождении этого сокращения от механического сотрясения Гальвани устраняет тем, что с тою же силою кладет нерв препарата *bb* не на нерв 1-го, а на изолирующую его подставку, и не получает сокращения. Опыт этот требует большой раздражительности в препарате *bb*, притом для удачи его необходимо, чтобы точками соприкасания, с одной стороны, были непременно поперечный разрез и продольная поверхность нерва; на этом основании опыт этот принадлежит к редко удающимся. Для вернейшей удачи его еще нужно заметить, что точка *c* препарата *bb* должна лежать как можно ближе к центральному концу его нерва и расстояние между *a* и *c* не должно превышать 5 мм. Для Гальвани это наблюдение имело лишь значение нового факта, указывавшего на то, что не нужно сочетания двух разнородных тканей для произведения тока, следовательно [наблюдение], служило ему лишь новым аргументом против возражений Вольты на причину сокращения от наложения нерва на мышцу; для нас же оно имеет, как увидим впоследствии, значение первого наблюдения, доказывающего присутствие тока в нерве. Распространяться об этом, равно как осмыслить те предосторожности, которые нужно принимать для удачи опыта, было бы, однако, теперь неуместно, и потому перехожу к развитию дальнейших судеб нашего учения.

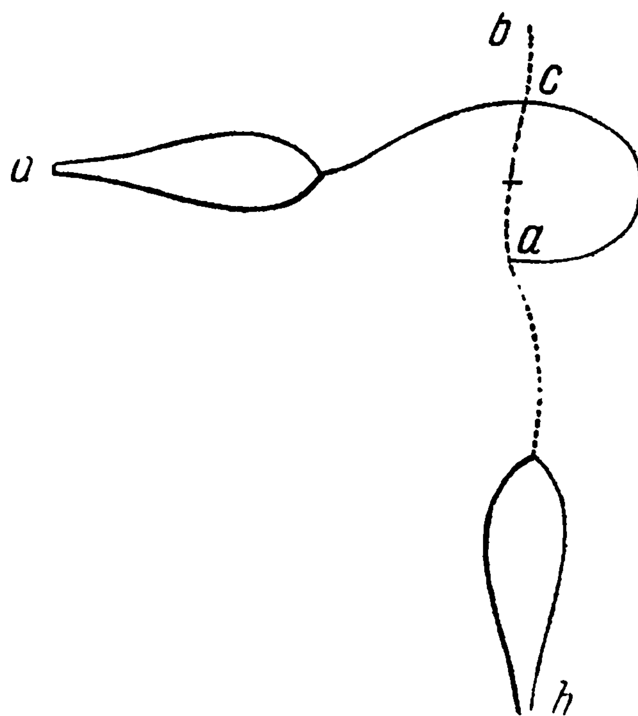


Рис. 2

Описанный опыт остался без критики со стороны современников. Гальвани умер. В 1799 г. Вольта выстроил свой столб, и физики, бросив капризные явления лягушечьего препарата, обратились на вновь открытое поприще, обещавшее

9*

богатую жатву. Дело животного электричества было, таким образом, заброшено на долгое время, потому что единственным представителем его остался племянник Гальвани — Альдини, наследовавший убеждения дяди без его счастья и занимавшийся, к сожалению, лишь вариациями на старую тему, давным-давно опровергнутую Вольтой. Входить в описание его деятельности было бы, следовательно, бесполезно.

Прежде, однако, чем приступать к дальнейшему историческому обзору учения о животном электричестве, не худо бросить общий взгляд назад. Гальвани сделал все существенные открытия: он нашел мышечное сокращение от наложения разнородных металлических дуг, от наложения quasi-однородной, и, наконец, от наложения нерва на мышцу и на нерв. Но в то же время заблуждался, приписывая все эти явления электрическим свойствам мышцы и нерва. Вольта, доказавший строгим научным путем рождение электрического тока от соприкосновения металлов с жидкостями, придает истинный смысл явлениям мышечного сокращения от наложения металлических дуг, но в свою очередь заходит далеко, сводя сокращение без металлов в сущности на ту же самую причину. По его мнению, электрические токи мышцы суть явления некоторым образом случайные, зависящие от присутствия проводящей жидкости в месте перехода мышечного мяса в сухую жилу; воззрение его исключает, следовательно, всякую мысль о существовании электрических разнородностей в самом мясе мышцы или в одном только нерве. А между тем один из приведенных опытов Гумбольдта и последний опыт Гальвани могли родить эту мысль в головах современников. Таким образом, вопрос о животном электричестве оставался нерешенным. Со времени построения вольтова столба до двадцатых годов нынешнего столетия учение о гальванизме сделало громадные шаги. Открыто действие тока на магнитную стрелку и это влияние употреблено как средство для открытия присутствия электрического тока и измерения силы его. Аппарату, устроенному с этой целью

Швейггером, Нобили придал много чувствительности, снабдив его двойною астатическою иглою Ампера. Устроенный таким образом мультипликатор он желал сравнить относительно чувствительности с другим, известным из опытов Гальвани и Вольты, реоскопом, именно с телом лягушки, и устроил свой опыт по образцу одного из вольтовских следующим образом: в два сосуда с водою или соляным раствором погружался лягушечий препарат лапками и отрезком позвоночника. Каждый раз, как рядом с этим препаратом погружалась в сосуды замыкающая дуга из хлопчатой бумаги, пропитанная тем же раствором, что в сосудах, мышцы сокращались, — являлись, следовательно, по тогдашним понятиям, условия для развития тока от наложения однородной неметаллической дуги. Нобили желал именно своим инструментом уловить развитие этого тока и был очень удивлен вначале, что у него магнитная стрелка оставалась неподвижною, несмотря на присутствие мышечных сокращений. Желая придать большую чувствительность своему мультипликатору, он увеличил в нем число оборотов, погрузил его концы в сосуды, где уже находился лягушечий препарат, и получил постоянное отклонение магнитной стрелки, указывавшее, что ток лягушечьего препарата идет от ног к позвоночнику, а в целом теле лягушки от ног к голове. Этому току и было дано им название собственного тока лягушки: «la corrente propria della rana». Исследуя это явление далее, Нобили скоро нашел, что электромагнитное действие лягушечьего тока переживает способность мышц сокращаться под его же влиянием: последняя длится лишь минуты, а отклонение стрелки продолжает существовать и через несколько часов по отделении задних конечностей от тела. И в этом, конечно, заключается причина, почему открытие Нобили возбудило так мало интереса в современниках и даже в самом виновнике его. Находясь под влиянием термоэлектрических открытий, Нобили думал, что термические токи в проводниках 2-го класса идут от согретого места к холоднейшему, и,

перенося это на лягушечий ток, объяснял происхождение его тем, что в убитой лягушке нервные массы, как меньшие, скорее охлаждаются, чем мышечные.

Вы видите, для того, чтобы восстановить кредит животного электричества, нужно было найти связь между электрическими явлениями частей животного тела с их физиологической деятельностью, и эту задачу принял на себя знаменитый итальянский электрофизиолог — Маттеуччи. О его первых работах, явившихся под влиянием этой мысли, но не относящихся прямо к нашему вопросу, мы упоминать не будем и прямо перейдем к тем из них, которые имеют предметом лягушечий ток. Он нашел, противно уверениям Вольты, что обмывание мышцы водою от двух до трех раз не уничтожает сокращения без металлов, и в этом он, как видите из опыта, совершенно прав. Сокращение от наложения нерва на мышцу удается не только на препаратах, отделенных от тела, но и на живой лягушке, хотя здесь оно несколько слабее. От мышечных препаратов, которые показывали в свежем состоянии на его мультипликаторе лягушечий ток, ему не удавалось получить отклонения стрелки, когда препараты эти умирали (состояние мышц, последующее за окоченением), даже в том случае, если их смачивали кислыми и щелочными жидкостями (мультипликатор Маттеуччи имел вначале около 2000 оборотов). Из этого Маттеуччи заключает, и, конечно, с полным правом, что в основе лягушечьего тока не лежит разница в реакциях мышечной и нервной ткани, — мысль, которая в то время была естественной, потому что тогда Беккерель уже устроил свою гальваническую пару из кислоты и щелочи. Это подтверждает он еще тем, что при обыкновенных условиях и реактивная бумажка не указывает этих различий. Исследуя дальше причину лягушечьего тока, Маттеуччи скоро убеждается, что она не лежит вообще в сочетании нервной ткани с мышечной: ток всегда получается, если концы мультипликатора приведены в соприкосновение с какими-либо двумя точками мышечной поверхности

тела лягушки. Если снять кожу с целого животного и погрузить его ногами в один из сосудов мультипликатора, а головою в другой, то получается отклонение стрелки не менее сильное, чем от препарата Гальвани, притом имеющее то же самое направление, т. е. от ног к голове. То же самое имеет место, если концы мультипликатора сообщены с голенью и бедром, будут ли последние связаны органически или посредством жидких проводников. Рядом последних замечательных открытий Маттеуччи опроверг мысль Нобили о термическом происхождении лягушечьего тока.

Из этого беглого исторического очерка первоначальной деятельности Маттеуччи (1837—1840), которым я закончу исторический обзор нашего учения, вы видите, что он был истинным спасителем животного электричества: он первый доказал связь между электрическими явлениями животного тела и его физиологическим состоянием. Кроме того, вы вскоре убедитесь, что в работах итальянского ученого лежит уже условие тех замечательных открытий, которыми подарил вскоре науку теперешний берлинский профессор физиологии — Дюбуа-Реймон.

Теперь я нахожу приличным говорить о современной методе исследования животных частей относительно их электродинамических свойств, выработанной трудами Нобили, Маттеуччи и Дюбуа. Но так как я имею в руках лишь инструмент последнего, притом он самый совершенный из собратий, то при описании частностей методы я буду иметь в виду мультипликатор Дюбуа.

Физические основы этого инструмента, равно как главнейшие условия его чувствительности, конечно, известны вам из физики. Мне остается здесь лишь напомнить вам, что при известных условиях мультипликатор может быть употребляем не только для открытия присутствия и направления электрического тока, но и для измерения силы его, и, конечно, инструмент имеет большое достоинство, если оба эти свойства в нем слиты. К сожалению, в нашем случае

мультипликатор не может иметь измерительного значения. Мы имеем дело с такими слабыми электрическими токами, что всячески должны стараться о возвышении чувствительности инструмента, а через это-то именно и теряется его гальванометрическое значение. Для увеличения чувствительности мультипликатору придана двойная астатическая игла Ампера и число оборотов в нем доведено до нескольких тысяч. Казалось бы, что чем больше число последних, тем инструмент чувствительнее, однако же не трудно убедиться в том, что есть много условий, кладущих известный предел этому увеличению. Разберем некоторые из них.

Вам известен электродинамический закон Ома, по которому сила тока прямо пропорциональна электродвигательной силе и обратно сумме препятствий в цепи. Выражением этого закона служит следующая формула Ома: $s = \frac{e}{w+v}$; здесь s — сила тока; e — электродвигательная сила; w — препятствие внутри электродвигателя; v — препятствие вне его цепи. В опытах, где электродвигатели суть животные части, а проводником тока вне электродвигателя служит металлическая проволока мультипликатора, w чрезвычайно велико в сравнении с v, и потому последнее может быть значительно увеличено без опасения ослабить электромагнитное действие тока, увеличивающееся с каждым оборотом проволоки. Понятно, однако, что выгода умножения оборотов, наконец, исчезает, когда v перестает быть малым в сравнении с w, потому что тогда сила тока значительно ослабляется длиною проволоки, притом новые обороты ее ложатся все дальше и дальше от магнитной стрелки, следовательно, отклоняющее действие их на последнюю постоянно уменьшается. На этом основании вы видите в нашем мультипликаторе число оборотов доходящим до 22 000; maximum же их, употребляемое в настоящее время, есть 30 000. Расположение оборотов относительно астатической иглы известно вам из физики и понятно при первом взгляде на инструмент. Здесь я дол-

жен лишь заметить, что чем более скучены обороты к продольной оси своей массы, тем инструмент чувствительнее; по крайней мере первый толчок, сообщаемый стрелке током, значительнее, потому что тогда обороты действуют на нее дружнее. В инструментах Зауервальда проволока навита, сверх того, таким образом, что в цепь можно вводить, по желанию, полное и половинное число оборотов.

III

Продолжение прошлой лекции. — Астазия магнитных иголок. — Отклонение пары оборотами мультипликатора.— Исправление этого недостатка. — Концы мультипликатора

Прошлый раз было упомянуто, что в мультипликаторе для опытов с животными частями употребляется двойная астатическая игла Ампера. Смысл этой системы заключается, как вам известно, в том, что она, не переставая быть магнитом, т. е. подлежа отклоняющему действию электрических токов, вполне изолирована от действия земного магнетизма. Этому-то свойству ее и обязан наш мультипликатор своею чувствительностью. Стало быть, годность этого инструмента для животноэлектрических опытов вполне зависит от степени астазии магнитной пары, и всякому, который желает производить эти опыты сам, конечно, необходимо познакомиться со способом намагничивать иглы и делать их астатичными. Прежде всего я должен, однако, войти в описание признаков, по которым обыкновенно судят о степени астатичности пары. Этих признаков два: продолжительность качания системы около ее устойчивого положения равновесия и так называемое произвольное устойчивое положение системы относительно магнитного меридиана.

Из сделанного выше определения смысла астатической пары ясно следует, что она находится вне всякого влияния

земного магнетизма, следовательно, взвешенная подвижно на нить или острие и выведенная каким бы то ни было образом из своего устойчивого положения, идеально-астатическая система в своем движении встречает сопротивление лишь в упругости воздуха, трении об острие или в раскручивании нити. Если же пара не астатична, то сверх всех этих влияний на нее действует еще магнитная сила земли, которая противодействует всякому выходу стрелки из устойчивого положения. Ясно, что чем действие последней силы на пару значительнее, другими словами — чем астазия пары несовершеннее, тем, при прочих равных условиях, величина размаха и продолжительность качания меньше; наоборот, чем астазия полнее, тем качание медленнее. Для иголок Зауэрвальда, приготовляющего в Берлине мультипликаторы Дюбуа, можно положить за правило, что если время одного качания системы, взвешенной вне мультипликатора, равно 45 сек., то астазия пары достаточна для опытов.

Произвольное устойчивое положение пары, перпендикулярное к направлению магнитного меридиана, есть второй признак ее астазии. Чтобы понять, каким образом может произойти это явление, противоречащее, повидимому, теоретическим воззрениям на астатическую пару, которые требуют от нее устойчивого положения во всевозможных направлениях, необходимо припомнить, что совершенное совпадение в одну плоскость продольных осей обеих иголок есть вещь случайная, почти никогда не встречающаяся. Следовательно, если взвесить такую систему вертикально и взять горизонтальные проекции ее иголок, то они всегда будут перекрещиваться, как показывают линии ns и $n's'$ (рис. 3). Здесь линия NS обозначает направление магнитного меридиана. Магнитная сила земли представлена для простоты действующею лишь на точки n' и s; наконец, в чертеже принято, что в первый момент пара занимает положение, перпендикулярное к направлению магнитного меридиана. Если игла $n's'$ намагничена сильнее, то вся система будет двигаться от n' к N;

при этом момент вращения иглы $n's'$ *, как ближайшей к меридиану, убывает скорее, чем противоположный по знаку момент иглы ns; следовательно, при неполной астазии система остановится где-нибудь между n' и N (когда противоположные по знаку моменты вращения будут равны между собою), и тем ближе к меридиану, чем астазия несовершеннее; напротив, тем ближе к n', чем она полнее.

Совокупность изложенных двух признаков достаточна, чтобы судить о годности астатической пары для животноэлектрических опытов.

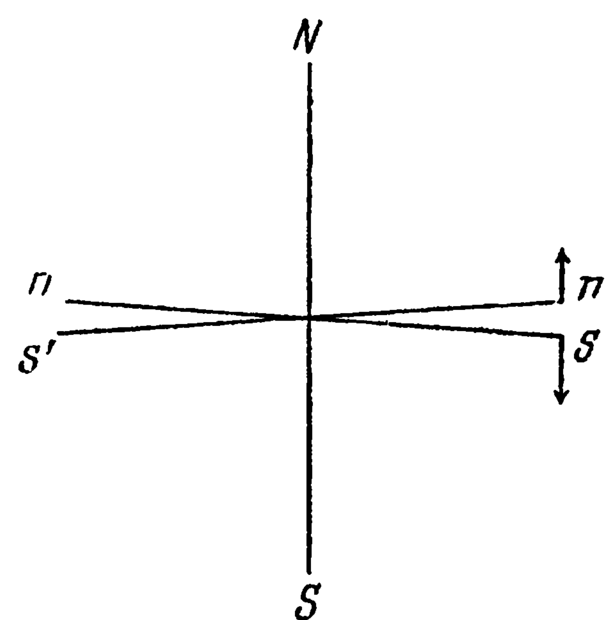


Рис. 3

Теперь несколько слов о намагничивании и астазировании иголок.

Для намагничивания систему очень удобно вкладывать в особого рода клещи, которые вы здесь видите, состоящие из двух деревянных пластинок шириною миллиметров в 10, выложенных с внутренних сторон, которыми они лежат друг на друге, пробкой и свинчивающихся двумя винтами по бокам. Система кладется в клещи так, что из-за края их выстоят поочередно целые половины обеих иголок, которыми и проводят по свободным концам подковообразного магнита. Намагничивание достаточно производить в двух плоскостях иголок, и если по магниту проведено в каждой плоскости раз 20, то при малости иголок их всегда можно считать насыщенными. Намагниченная таким образом пара взвешивается на шелковой нити над кругом с делениями на градусы (конечно не металлическом). Вблизи должна находиться буссоль, чтобы знать направление магнитного меридиана. При первом взвешивании пара становится почти всегда

* Момент вращения есть произведение из величины вертящей силы на расстояние ее от точки вращения.

в плоскость магнитного меридиана, что служит указанием, что та из иголок, у которой обозначенный (северный) полюс обращен к северу, сильнее другой. Для получения астазии нужно, следовательно, или размагнитить (ослабить) эту иглу, или усилить другую. По наблюдениям Нобили, следует всегда размагничивать сильнейшую, потому что обыкновенно слабейшая, будучи усилена, не удерживает этого излишка магнетизма и быстро теряет его. Для размагничивания употребляют намагниченную заранее швейную стальную иглу, прикасаясь ее концом к одноименному полюсу размагничиваемой иглы. Сделать пару с одного такого приема астатичною обыкновенно не удается, а потому над сильнейшей иглой повторяется описанная операция до тех пор, пока качание пары или положение ее относительно магнитного меридиана не укажут на достижение цели. При размагничивании не должно еще забывать, что эффект тем сильнее, чем ближе дотрагиваются концом швейной иглы к концу размагничиваемой, и наоборот, тем слабее, чем ближе лежит место касания первой к средине последней. Астатическая пара взвешивается теперь в мультипликатор, который поставлен уже таким образом, что продольная ось его оборотов лежит параллельно последнему положению астатической пары. При этом условии игла должна была бы, повидимому, сохранить и в мультипликаторе то же положение, какое она занимала вне его. Этого, однако, никогда не бывает, и это служит явным признаком, что в мультипликаторе являются новые силы, выводящие систему из ее устойчивого положения. Нобили уже заметил, что стрелка занимает в мультипликаторе не одно устойчивое положение, как вне его, а почти всегда два, и что оба они совпадают по направлению приблизительно с диагональными плоскостями оборотов. Это явление Нобили справедливо объяснил тем, что проволока мультипликатора (в нашем — медная) всегда заключает в себе железо, которое под влиянием иглы намагничивается и в свою очередь действует на нее отклоняющим образом. Если железо распределено

в массе проволоки довольно равномерно, то в направлении диагональных плоскостей оборотов на стрелку действует наибольшее число магнитных частичек, и потому она стоит здесь устойчиво. В таком виде инструмент не годен для опытов. Во-первых, он мало чувствителен для слабых токов, во-вторых, неодинаково чувствителен для токов различных направлений, наконец, в нем случайные механические причины, например ток воздуха, сотрясение инструмента, могут производить значительные отклонения стрелки и тем ввести в заблуждение наблюдателя. К счастью, есть средство пособить горю, и мы займемся описанием его.

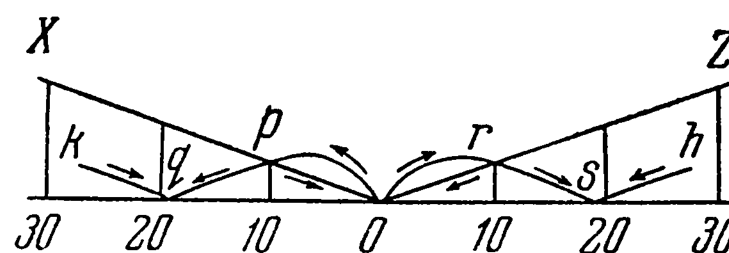


Рис. 4

Будучи убежденным, что все почтенные слушатели не будут довольствоваться одним голословным указанием практического приема, устраняющего названный недостаток инструмента, а пожелают познакомиться и со смыслом этого приема, потому что без этого возможно лишь автоматическое, а не разумное обладание инструментом, я постараюсь изобразить для вас, по примеру Дюбуа-Реймона, графически то влияние сил на астатическую пару, под которым она находится, будучи взвешенною в мультипликатор.

Вообразите себе, что окружность круга мультипликатора, разделенная на градусы, вытянута в прямую линию и принята за абсциссу. На ней 0° (рис. 4) означает ту точку деления, которая соответствует щели между оборотами и через которую проходит диаметр круга, параллельный положению астатической системы вне мультипликатора. Задача наша состоит в том, чтобы определить графически величину сил, действующих на стрелку в различных ее положениях на окружности круга, следовательно, от 0° в обе стороны; и так как мы будем иметь дело лишь с вращательными силами, то определению нашему будут подлежать моменты

вращения. Выше было сказано, что под влиянием магнитности оборотов стрелка занимает в мультипликаторе два устойчивых положения по направлению диагональных плоскостей оборотов. Пусть эти положения соответствуют стоянию концов стрелки на 19° по обе стороны 0°. В этих точках моменты вращения равны нулю, потому что здесь вертящие силы проходят через точку вращения, следовательно, если мы вообще эти величины будем выражать высотами ординат, то и последние, как сделано в чертеже, равны нулю. Если стрелка выводится в какую-нибудь сторону из устойчивого положения, то с удалением ее от него, моменты вращения, как известно, возрастают, притом отклоненная стрелка всегда стремится прийти в прежнее положение. Оба эти обстоятельства выражены на чертеже: первое тем, что кривая с удалением от 19° вправо и влево поднимается над абсциссой, второе же обозначено направлением стрелок. Когда система двигается с обеих сторон от 19° к 0°, то на средине между обоими устойчивыми положениями равновесия (на 0°) она находится под влиянием двух вертящих сил, которых противоположные по знаку моменты равны между собою, следовательно, и на 0° есть для стрелки положение равновесия; но здесь оно неустойчиво, потому что если система уклонится из него вправо или влево даже на бесконечно малый угол, то уже не вернется назад, а будет продолжать двигаться в том направлении, куда отклонилась. На 0° ордината, следовательно, опять равна нулю. Если соединить вершины ординат кривою, то получится линия *kqprsh*, выражающая, так сказать, состояние стрелки в различных точках по окружности круга под влиянием магнитности оборотов. Но ведь эти силы не единственные: астазия полной никогда быть не может; следовательно, на систему и в мультипликаторе продолжает действовать магнитная сила Земли. Постараемся же и ее выразить графически. Если так называемое произвольное отклонение системы вне мультипликатора от магнитного меридиана

совпадает, как у нас принято, с нулевой линией инструмента, то и результирующая из действия магнитной силы Земли на астатическую пару должна совпадать с этой линией (иначе произошло бы вращение системы); следовательно, моменты вращения последней силы увеличиваются по мере удаления системы от 0° в обе стороны, притом увеличиваются пропорционально синусам углов отклонения, и потому действие этой силы на магнитную стрелку может быть выражено ломаною линиею XOZ. Чтобы судить теперь о состоянии стрелки в различных точках окружности круга под влиянием магнитности Земли и оборотов мультипликатора, стоит только суммировать алгебраически (т. е. складывать или вычитать, смотря по знаку) соответствующие каждой точке величины моментов вращения обеих сил, и, нанося полученные новые ординаты на старую абсциссу, соединить вершины ординат кривой линией. Последняя и покажет требуемое.

На рис. 5 так и сделано. Из него всякий, конечно, видит, что существенных изменений в состоянии стрелки несовершенство астазии не произвело: оно сблизило лишь между собою устойчивые положения равновесия, да уменьшило несколько величину моментов вращательных сил, действующих на стрелку вблизи 0°. В последнем отношении неполнота астазии была отчасти даже полезна. Тем не менее инструмент в этом виде негоден, как сказано выше, к употреблению. Нобили исправил его тем, что нарушил еще более астазию пары, поставив в направлении нулевой линии мультипликатора исправительный магнит так, чтобы он едва удерживал стрелку устойчиво на 0°, притом в таком отдалении от нее, чтобы по выходе системы из устойчивого положения расстояние ее от исправительного магнита не изменялось чувствительно. Тогда моменты вращения новой силы, слагаясь с моментами вращения земного магнетизма, образовали у него такую ломаную линию, которая, начинаясь на абсциссе в 0°, поднималась над последней в обе стороны круче, чем линия

XOZ в предыдущем чертеже, и нигде не пересекала кривую. Таким образом, отклоняющее действие оборотов мультипликатора и связанные с ним устойчивые положения системы по обе стороны нулевой линии, конечно, исчезли; но этому была принесена в жертву немалая доля чувствительности системы. Имея это важное обстоятельство в виду, равно как удобство инструмента при его употреблении, Дюбуа-Реймон придал

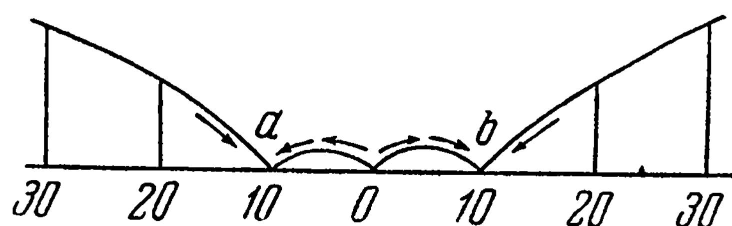


Рис. 5

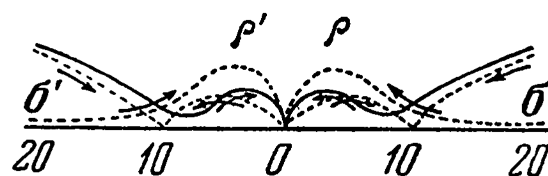


Рис. 6

исправительному магниту в своем мультипликаторе чрезвычайно малые размеры (острый конец стальной швейной иголки, длиною миллиметра в 2, вставленный в медную оправу и могущий быть приближенным или удаленным от верхней стрелки астатической пары посредством механизма с микрометрическими винтами), но зато поместил его вблизи стрелки под колпаком мультипликатора и связал с самым инструментом. Этот магнит стоит против 0° и настолько приближен к стрелке, чтобы она едва держалась на нуле. Действие магнита на астатическую систему выражено на рис. 6 графически кривою σ'ρ'ρσ. Возвышаясь от 0° над абсциссою в обе стороны, она скоро достигает наибольшей высоты, затем быстро падает и, наконец, постепенно приближается к абсциссе. Это значит, что по малости магнита сфера его влияния на стрелку так незначительна, что уже вблизи 0° момент вращения достигает наибольшей величины. За этим пределом действие магнита на стрелку так быстро падает, что падение это не компенсируется возрастанием расстояний вращательных сил от точки вращения. На дальнейших же расстояниях стрелки от 0° изменения в величинах вращательных моментов мало заметны, потому что величины вращательных сил сами по себе чрез-

вычайно малы. Если суммировать алгебраически соответствующие ординаты этой кривой с тою, которая изображена на предыдущем чертеже, то получится кривая, обозначенная на рис. 6 сплошной линией. Нет, кажется, и нужды доказывать, что с этим исправительным магнитом система чувствительнее, чем в инструменте Нобили.

Теперь обращаю ваше внимание на следующее обстоятельство. Мы до сих пор принимали, что когда обороты мультипликатора поставлены параллельно произвольному положению астатической пары вне инструмента и игла взвешена в последний, то устойчивые положения системы от действия оборотов проволоки лежат по обе стороны нулевой линии симметрично. Этого почти никогда не бывает, и потому тотчас по взвешении стрелки следует убедиться, на сколько градусов по ту и по сю сторону нуля стоит она устойчиво, и поворачивать круг мультипликатора вместе с оборотами в том направлении, куда система отклонена на большее число градусов, до тех пор, пока стрелка не будет стоять по обе стороны нуля симметрично. Без этого система была бы неодинаково чувствительна в обе стороны. Когда это уже сделано, то вводится в мультипликатор исправительный магнит. Постоянное отклонение магнитной стрелки в мультипликаторе, вызываемое электрическим током, не может по самой сущности инструмента превышать 90°; но первый толчок, сообщаемый стрелке током, часто переводит ее далеко за эту наибольшую границу постоянного отклонения. Тогда при подвижности укрепления системы в нашем мультипликаторе (на шелковой коконной нити) она может описать 180 и более градусов. В этом случае необходимо успокаивать стрелку, а на это всегда теряется немало времени. Поэтому в мультипликаторе Дюбуа на окружности его круга в направлении, перпендикулярном к нулевой линии, укреплены тонкие, гибкие пластинки, не позволяющие стрелке заходить за 20°.

Описавши таким образом инструмент, с которым нам придется иметь много дела, обращаюсь теперь к способу сооб-

щения мультипликатора с животными частями; буду говорить о так называемых концах мультипликатора. В основе их устройства лежит следующая мысль: мультипликатор для животноэлектрических опытов есть весьма чувствительный реоскоп, следовательно, он должен сообщаться с животными частями таким образом, чтобы на границах этого сообщения не было никаких условий для развития электрических токов. Задача нелегкая, потому что какая бы форма ни была дана концам мультипликатора, во всяком случае нельзя избежать соприкосновения металла с жидкостью, а это соприкосновение дает, как вам известно, много поводов к развитию электрических токов. Покажем это в примерах. Вот две медные проволоки, ввинченные в мультипликатор и составляющие продолжение его оборотов. К свободным концам этих проволок я прикрепляю две платиновые пластинки, на вид совершенно чистые, и погружаю их по возможности одновременно в сосуд со слабым водяным раствором серной кислоты настолько, чтобы жидкость не доходила до места соединения меди с платиной. Слой жидкости, заключенный между погруженными в нее пластинками, замыкает цепь мультипликатора, и вы видите отклонение стрелки, ясно указывающее на присутствие электрического тока в цепи *. Откуда же он берется? Конечно, не из соприкосновения меди с платиной, потому что уже из опытов Гальвани оказалось, что металлическая дуга не теряет своей однородности из скольких различных металлов она бы ни была составлена, лишь бы концы ее были однородны. Химического действия между серной кислотой и платиной нет. Стало быть, нужно думать, что причина электрического тока лежит здесь в разнородности металлических поверхностей.

* Этот опыт можно поставить по сущности рядом с мышечным сокращением от наложения на нерв quasi-однородной металлической дуги: как там сокращение происходит от развития электрического тока вследствие неравномерности концов дуги, так и здесь отклонение стрелки производится током, происходящим от неоднородности металлических поверхностей пластинок.

Если, в самом деле, тщательно очистить последние, прокалить пластинки, дать им остыть и погрузить их в том же растворе совершенно одновременно, то отклонения стрелки не бывает, или если оно является, то на несколько мгновений. Но погрузите эти же самые однородные металлические пластинки в ту же жидкость неодновременно и вы сейчас заметите движение стрелки. Этот опыт я тоже повторю на ваших глазах. Вы видите, что сказанное в самом деле имеет место. Я мог бы привести вам еще другие примеры, но останавливаюсь на этих, потому что лишь они имеют важное значение в способе сообщения концов мультипликатора с животными частями.

IV

Концы мультипликатора. — Электродинамические явления отдельных мышц. — Законы мышечного и нервного токов

Под конец прошлой лекции вы видели, что при сообщении металлических дуг с жидкостями развиваются электрические токи, если металлические поверхности концов, погруженных в жидкость, неоднородны, или если погружение их происходит неодновременно. Первое из этих обстоятельств исключает всякую возможность непосредственного приложения металлических проволок или пластинок, служащих продолжением оборотов мультипликатора, к животным частям. Второе же исключает возможность прикладывания их посредством рук, а, следовательно, требует их неподвижного укрепления. Над решением этих вопросов трудился первый Нобили. Убедившись в возможности сделать металлические (платиновые) поверхности концов мультипликатора однородными, он укрепил их неподвижно в слой жидкости, которую поместил как посредственное звено между металлом и животными частями *.

* Найти для этой цели вместо жидкости какое-нибудь твердое неметаллическое тело едва ли возможно, потому что большинство из них или до чрезвычайности худо проводит электричество, или их сделать равномерными очень трудно.

Эта мысль удержана и в новейших употребительных формах концов мультипликатора. Этих форм две, и обе они выработаны Дюбуа. В первой из них металлические концы мультипликатора платиновые и посредствующая жидкость между ними и животными частями — насыщенный раствор поваренной соли, во второй — амальгамированный цинк и водный раствор сернокислой окиси цинка. При выборе металлов руководствуются тем, чтобы поверхности их не изменялись под влиянием жидкости, в которую они погружены, отчего страдала бы равномерность концов мультипликатора. В этом отношении платина представляет очень много удобства; но она, как все электронегативные металлы, дает сильную поляризацию, которая не существует для амальгамированного цинка, погруженного в водный раствор сернокислой окиси того же металла. Последнее обстоятельство так выгодно, что в настоящее время цинку все отдают решительное предпочтение перед платиной. Что касается до жидкости, то она должна иметь постоянное смешение, и потому-то употребляются совершенно насыщенные растворы солей (последнее обстоятельство относительно цинкового купороса в том отношении не совсем выгодно, что maximum гальванической проводимости его растворов не совпадает с их насыщением); притом жидкость должна быть по возможности индифферентна относительно животных частей, с которыми приходит в соприкосновение (сейчас увидим, какая уловка употребляется для предохранения этих частей от действия жидкости).

Вот форма цинковых концов мультипликатора (рис. 7) *, удовлетворяющая всем вышеизложенным требованиям: два четырехугольных стакана из литого цинка; длина каждого бока в свету 5—6 см; высота 2—$2^1/_2$ см. К верхнему концу

* Я не описываю платиновых, потому что у кого они есть, тот, конечно, умеет обращаться с ними; тем же, которые незнакомы или не имеют у себя мультипликатора с концами, важно знать лишь употребительнейшую форму последних.

одного из боков приделан цинковый же отросток *А*, к которому посредством клещей привинчиваются проволоки мультипликатора. Внутренняя поверхность стаканов тщательно амальгамируется; потом верхний край всех боков, за исключением противоположного боку с отростком, покрывается изнутри примерно на 1 см асфальтовым лаком. В каждый стакан ставится подушка *ВВ* из наложенных друг на друга листков шведской пропускной бумаги, имеющая в профиле форму, обозначенную в чертеже, и занимающая всю длину бока, к которому прислонена. Насыщенного раствора цинкового купороса наливают в стаканы столько, чтобы подушки *ВВ* пропитались им и уровень жидкости стоял после того выше нижней границы лака. Животная часть кладется на подушки *ВВ*, но не прямо, а под нее делается подставка *С* из нескольких листочков шведской бумаги, пропитанной белком, или куски высушенного, промытого в эфире, животного пузыря, размоченного в той же жидкости. Животная часть не приходит, таким образом, в непосредственное соприкосновение с раствором цинкового купороса, следовательно, предотвращается возможность изменения ее от действия последнего; кроме того, по снятии животной части с подушки *В*, последняя остается чистой. Смысл подушки следующий: она есть продолжение жидкости, находящейся в стакане; не будь ее,

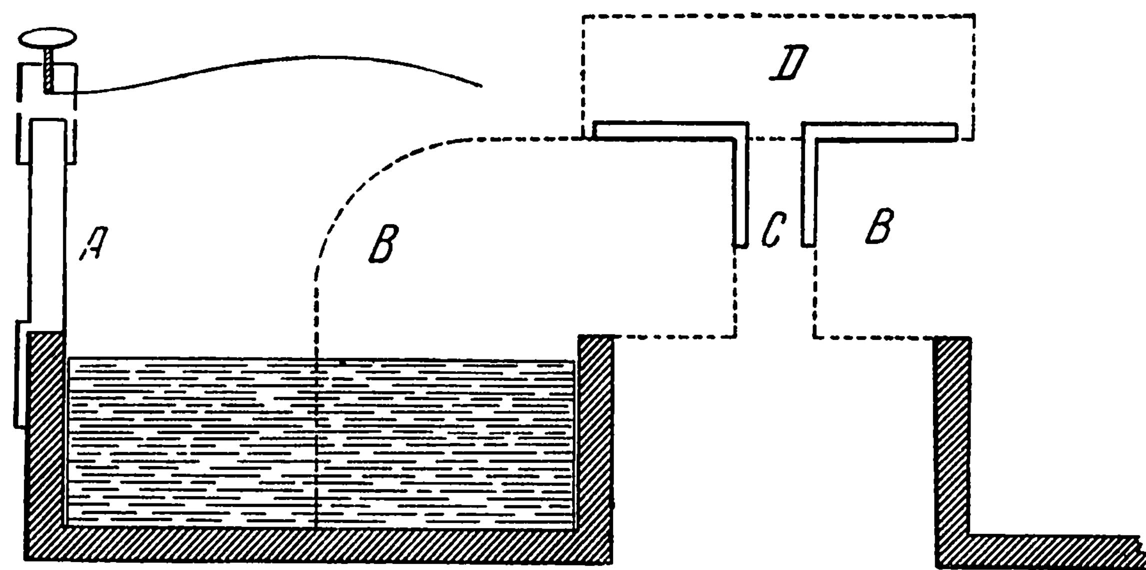


Рис. 7

животную часть пришлось бы погрузить в жидкость; от этого страдал бы и исследуемый объект и грязнилась бы жидкость в стаканах, следовательно, являлись бы условия неоднородности концов мультипликатора. Обмазывание боков стакана изнутри до известной глубины лаком и стояние жидкости поверх нижней границы лака предотвращает смачивание жидкостью металлических поверхностей, не покрытых ею, которое без этих условий происходило бы при каждом колебании жидкости в стаканах и было бы однозначуще с неодновременным погружением металлических концов мультипликатора в жидкость, следовательно, давало бы повод к развитию токов. Цинковые стаканы должны быть изолированы и потому всю внешнюю поверхность их хорошо покрыть слоем асфальтового лака; кроме того, на рабочий стол следует подставлять под них стеклянные пластинки. Когда концы мультипликатора устроены, испытывают их однородность. Для этого стаканы сообщаются с проволоками, ввинченными в мультипликатор, а на подушки *BB* кладется так называемая замыкательная подушка *D* (она тоже из шведской бумаги, пропитанной раствором цинкового купороса, имеет в профиле размеры, примерно обозначенные в чертеже, а по ширине подушек занимает не больше половины их) *. Отклонение стрелки обыкновенно появляется, но оно вскоре исчезает. Чтобы сократить время сглаживания этих незначительных неравномерностей в концах мультипликатора, необходимо держать цепь замкнутой, притом, на основании наблюдений Фехнера, стараться о возможном уменьшении препятствия в цепи. Поэтому следует стаканы сблизить между собою до соприкосновения подушек *BB*, оставить над последними замыкательную подушку *D* (через это увеличивается поперечный разрез жидкости, сообщающей оба стакана, следовательно, уменьшается

* Когда животная часть (электровозбудитель) лежит на подушках *BB*, то замыкательная подушка *D* имеет еще другой смысл: она служит побочным замыканием животноэлектрическому току и выводит мультипликатор из цепи.

препятствие существующему в цепи току), а в отростки стаканов *А* вместо тонкой, длинной проволоки мультипликатора ввинчивается короткая, толстая.

Описав таким образом мультипликатор, употребляемый для животноэлектрических опытов, я повторю в заключение еще раз, что он, к сожалению, имеет значение только реоскопа, меряющим же инструментом может быть лишь в очень ограниченном смысле, именно, если в двух последующих опытах сумму препятствий в цепи можно считать мало изменившеюся, а между тем величины постоянных отклонений магнитной стрелки очень различны, например 10° и 50°, то можно с уверенностью сказать, что второму отклонению соответствует бо́льшая сила тока, чем первому.

Приступаю теперь к описанию тех замечательных результатов, которых достиг Дюбуа-Реймон при помощи своего метода. Прежде всего он констатировал открытые его предшественниками (Нобили и Маттеуччи) и уже известные вам факты, т. е. ток целой лягушки, [ток] препарата Гальвани и, наконец, токи от каких-нибудь двух точек по длине мышечной поверхности тела лягушки. Уже исследования Маттеуччи показали для нижних конечностей направление тока от лап к нервным центрам; Дюбуа нашел это и для верхних. Дробя затем тело лягушки на части, он убедился, что одна задняя конечность, отделенная от таза, дает не меньшее отклонение стрелки, чем препарат Гальвани; ток голени вместе с лапой почти так же силен, как ток целой нижней конечности; ток одного бедра слабее; все эти токи имеют направление от лап к спинному мозгу, если концы мультипликатора прикасаются к естественным, непораненным мышечным поверхностям. Последнее обстоятельство родило было в голове Дюбуа мысль, что токи конечностей стоят в какой-нибудь связи с деятельностью нервных центров, но он вскоре разубедился в ней, когда, поверяя факты, найденные на лягушке, с конечностями других животных (саламандра, ящерица, голубь, кролик, мышь и пр.), он нашел в некоторых из последних ток

нисходящим. Таким образом, в различных точках тела животного открыто было присутствие электрических токов. Нужно было определить место и условия их развития. Искать первое в полостных органах было бы странно после того, как части конечностей показали электродинамические явления. Всего естественнее было обратиться или к сочетанию тканей, входящих в состав конечности, или к каждой из этих тканей отдельно. Вы помните, уже Вольта говорил об электрическом токе между мясом и сухой жилой мышцы. Мысль эта для времени Вольты была гипотезой, но теперь обойти ее было уже нельзя, потому что существовало много фактов, указывающих на развитие токов из сочетания разнородных проводников второго класса. Таким образом, Дюбуа предстояло испытать всевозможные сочетания по два—кусков мышц, нервов, костей и клетчатки. Входить в описание этих опытов было бы бесполезно, потому что они дали отрицательные результаты: теми ничтожными по силе и неправильными по направлению токами, которые являлись при сочетании различных тканей, никак нельзя объяснить сильных и правильных по направлению токов частей конечностей. Теперь оставалось испытать каждую ткань относительно электродинамических явлений отдельно. Кость и сухая жила *, как вы видите, не показывают тока, или отклонения стрелки, производимые ими, так незначительны и неправильны, что естественно объясняются случайными разнородностями тех точек поверхностей этих тканей, с которыми были сообщены концы мультипликатора. Другими словами, в строении кости и сухой жилы нет таких постоянных электрических разнородностей, которые обусловливали бы собою электродинамические явления. Дело другого рода — мышцы: всякая из них, будучи сообщена с концами мультипликатора, дает более или менее сильное отклонение стрелки, притом направление тока в них имеет определенную законность. Сумма электрических явле-

* Об электродинамических свойствах кожи будет речь после.

ний, представляемых отдельной мышцей, разработана Дюбуа и приведена им к общей формуле, известной в науке под именем закона мышечного тока. Вот ряд явлений, лежащих в основе этого закона.

Если мышца лежит на подушках мультипликатора двумя точками своей поверхности, находящимися в плоскости, перпендикулярной к направлению фибр, то стрелка остается в покое; то же самое, если концы мультипликатора сообщены с двумя точками поверхности мышцы, лежащими по направлению фибр и симметрично относительно плоскости, делящей длину последних пополам. Всякое же сообщение с концами мультипликатора двух точек по длине мышцы, несимметричных относительно срединной плоскости, дает более или менее сильный ток, идущий по дуге мультипликатора * от точки поверхности мышцы, ближайшей к экватору (мы будем так называть срединную плоскость), к точке, более удаленной от него; следовательно, часть этих токов, идущая внутри самой мышцы, имеет обратное направление, т. е. от точки, удаленной к ближайшей. Рис. 8 вполне объясняет последнее.

Если делить мышцу вдоль и поперек фибр на какие угодно мелкие части, то для каждой из них повторяется та же самая законность в электродинамических явлениях, какая существует для целой мышцы.

Если мышцу какого-нибудь животного побольше, чем лягушка, например икряную мышцу кролика, перерезать поперек фибр и различные точки поперечного разреза сообщить

---

* Из направления отклонения стрелки можно, как известно, узнать направление тока, отклоняющего стрелку; но для этого нужно знать ход оборотов проволоки мультипликатора, что в наших инструментах с виду невозможно. Для узнания последнего поступать следует так: когда стрелка намагничена, но еще не сделана астатическою, ее взвешивают в мультипликатор и замыкают последним какой-нибудь гальванический элемент. Тогда известно направление тока, дано отклонение стрелки, следовательно, по амперовскому правилу легко найти ход оборотов.

с мультипликатором, то оказывается, что в дуге мультипликатора ток идет от точки, более далекой от центра (если принимать площадь сечения мышцы близкой к площади круга), к точке, ближайшей к нему. Точки, симметричные относительно центра, не дают тока.

Чтобы иметь возможность сообщать точки поперечного разреза мышцы с концами мультипликатора, на главные подушки

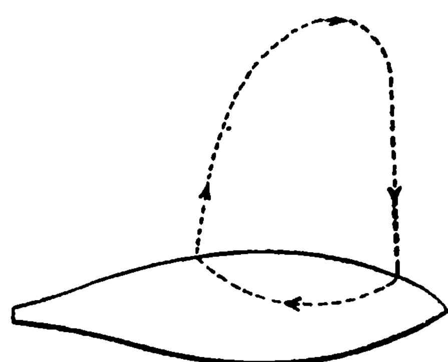


Рис. 8

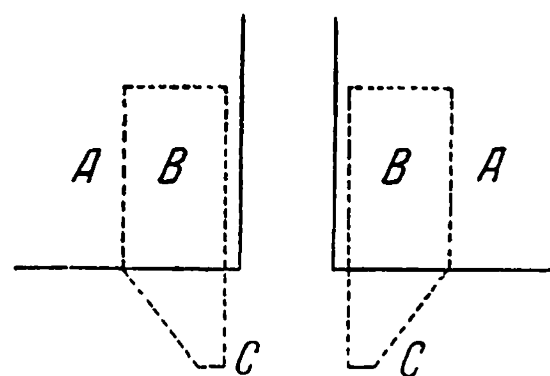


Рис. 9

(рис. 9) *AA* последнего кладутся вспомогательные *BB*, с острыми концами *CC*, которыми и касаются поперечного разреза.

Если сообщить какую-нибудь точку продольной поверхности мышцы с какою-нибудь точкою поперечного разреза, то в дуге мультипликатора является ток значительно сильнейший, чем в разобранных до сих пор комбинациях, идущий от точки продольной поверхности к точке поперечного разреза; следовательно, в самой мышце наоборот *. Отношение это между точками продольной поверхности и поперечного разреза сохраняется для какой угодно малой части мышцы, даже для ее первичного волокна, как нашел Дюбуа. Совершенно то же отношение существует между продольною поверхностью мышцы и ее сухою жилою.

---

* Независимо от Дюбуа, и даже несколько ранее его, Маттеуччи открыл посредством мультипликатора и лягушечьего препарата существование сильного тока между поперечным разрезом и продольною поверхностью мышцы на грудном мускуле голубя.

В существовании электрического тока между двумя последними элементами мышцы вы уже убедились из опытов с мышечным сокращением без металлов, именно из той формы опыта, где получается сокращение от прикладывания нерва одною точкою к мясной поверхности мышцы, а другою к ее сухой жиле. Сокращению этому не может быть, конечно, никакой иной причины, кроме прохождения через нерв того тока, который показывает вам мультипликатор, потому что из опытов с наложением на нерв дуги из разнородных металлов вы уже знаете, что электрический ток, проходя через последний [нерв], вызывает мышечное сокращение. Теперь мы поверим животным реоскопом, т. е. мышечным препаратом лягушки, показания мультипликатора относительно существования тока между продольною поверхностью мышцы и ее поперечным разрезом. Для этого отделяем от одной ноги m. gastrocnemius, кладем его на стеклянную пластинку и перерезываем пополам. Из другой ноги делаем мышечный препарат и прикладываем его нерв к которой-нибудь из половин икряной мышцы, так чтобы он касался продольной поверхности и поперечного разреза. Вы видите, что при каждом таком соприкосновении происходит сокращение препарата*. Определить этим путем существование тока между различными точками продольной поверхности мышцы нельзя лишь потому, что токи эти слишком слабы, чтобы вызвать мышечное сокращение препарата.

Все изложенные явления мышечного тока существуют в той же самой форме на мышцах человека (в течение курса физиологии я имел случай показать гг. студентам 2-го курса явления мышечного и нервного тока на соответствующих

* Опыт этот вообще легко удается; но чтобы вполне обеспечить удачу его, следует выждать минуты 2—3 со времени перерезки нерва при отделении мышечного препарата от тела до начала опыта и прикладывать к мышце нерв так, чтобы точка, ближайшая к его свободному концу, приходилась на продольную поверхность мышцы. Основания к этому будут ясны впоследствии.

органах ампутированной верхней конечности человека, в которой предплечие было совершенно здорово; операция происходила неподалеку от физиологической аудитории во время моей лекции и часть попала ко мне на стол минуты через 3 после отнятия), кролика, голубя, ужа, черепахи, линя, речного рака, травяной улитки и дождевого червя. Кроме того, в позвоночных животных они определены не только для рубчатых, но и для гладких мышц (сердце и кишки). Следова-

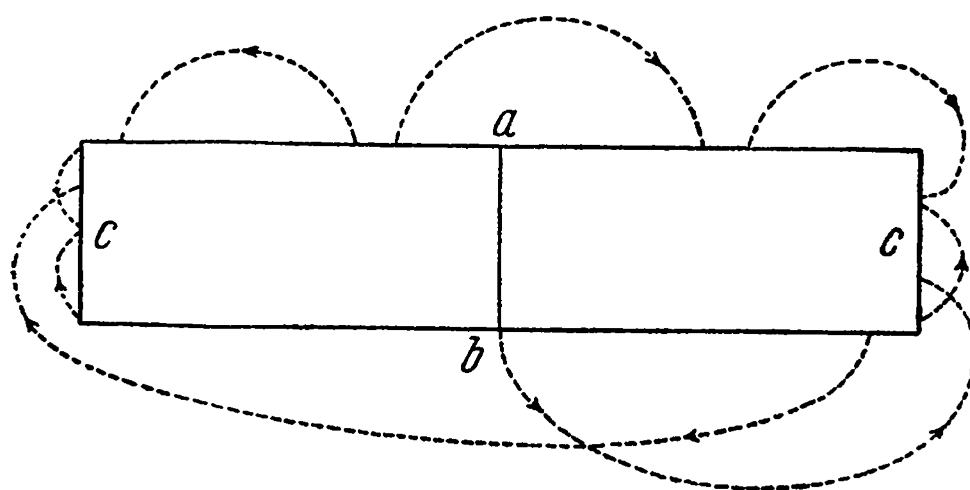


Рис. 10

тельно, нет сомнения, что исчисленные явления общи мышцам всего животного царства.

Ту же самую законность в электрических явлениях Дюбуа нашел и для нервов. По малости этих органов он не мог, конечно, путем опыта определить взаимное отношение точек поперечного разреза в нерве; но так как последний во всех других электродинамических явлениях тождествен с мышцей, то Дюбуа сделал предположение и о тождестве их поперечных разрезов. Единственная разница между мышечным и нервным током заключается лишь в том, что при одинаковых условиях отклонения стрелки, производимые последним, значительно слабее (здесь не принимается в соображение разница причины препятствий в цепи, а берется лишь голый факт). Следовательно, если вообразим себе мышцу и нерв цилиндрическим телом и разрежем его по длине оси, то сумма изложенных электрических явлений, представляе-

мых мышцей и нервом, может быть легко выражена шематически. На рис. 10 так и сделано.

ab — экватор. Пунктированные линии обозначают токи, а стрелки — направления их в дуге мультипликатора; *cc* — центры площадей поперечных разрезов.

Из шематической фигуры легко заметить, что по продольному разрезу токи идут от средины его в обе стороны к свободным краям, в поперечных же — от краев к средине. Следовательно, вообще в мышце и нерве токи идут от экватора в обе стороны к центрам площадей поперечных разрезов.

V

Токи нервных масс. — Независимость от них мышечных. — Значение так называемого собственного тока лягушки. — Причина электрических явлений мышцы и нерва лежит в их организации. — Невозможность измерения силы мышечных и нервных токов. — Влияние на силу мышечного и нервного токов места приложения концов мультипликатора к мышце и нерву и массы последних

Прошлый раз вы видели явления тока, представляемые седалищным нервом лягушки. Нерв этот, как вам известно, смешанный, т. е. состоит из движущих и чувствующих волокон. Следовательно, каждый из вас вправе спросить, тождественны ли в электродинамическом отношении оба вида нервов. Для решения этого вопроса Дюбуа подвергал опыту передние и задние корешки спинного мозга лягушки. Результат указал на их тождество. Из нервов специальных чувств был испытан им зрительный (как удобный по длине для опыта Дюбуа рекомендует нерв линя) и дал те же результаты. Наконец, спинной мозг и головной показали то же отношение между точками свободной поверхности и поперечных разрезов, какое существует для нерва. Последние исследования, однако, очень поверхностны и говорить о них нам больше не придется.

Итак, электрические явления, представляемые нервом и мышцей, одинаковы. Отсюда невольно может родиться мысль, что последние обусловливаются, может быть, первыми, т. е., что мышечный ток есть лишь выражение тока, производимого нервами, находящимися внутри мышцы. Такое предположение, очевидно, несправедливо. Правильность распределения электрических токов по длине мышечных фибр, известная вам из опытов, требовала бы параллельности положения внутримышечных нервных ветвей с волокнами мышц. Этого, как вам известно, не существует. Кроме того, допустив мысль о нервном происхождении мышечного тока, следовало бы ожидать, что последний будет слабее первого, потому что хотя разветвлением нерва в мышце и увеличивается электродвигательная поверхность нервных масс, зато мясо мышцы, которое, конечно, составляет наибольшую часть массы этого органа, представляет относительно мультипликатора побочное замыкание для нервных токов, следовательно, значительно ослабляет часть их, действующую на магнитную стрелку. Из того, что мы видели, скорее можно думать, что мышечный ток сильнее нервного, чем наоборот. Мы увидим, наконец, впоследствии, что не все электродинамические явления, представляемые мышцей и нервом, тождественны.

Мышечный ток, следовательно, самостоятелен, и теперь мы имеем право сказать, что так называемый собственный ток лягушки, открытый Нобили, есть не что иное, как результирующий из сложения частных мышечных токов на поверхности тела этого животного. Если посмотрим, в самом деле, на лягушку, с которой снята кожа, то легко заметить, что наибольшее скопление сухих жил лежит около задних лап; следовательно, если один из концов мультипликатора сообщен с этой частью тела, а другой с какой-нибудь другой точкой поверхности последнего, лежащею выше лап, то всегда существуют условия для получения тока, идущего по телу лягушки от лап кверху. Сказанного доказать геометрическим построением, конечно, нельзя, но и сомневаться в справед-

ливости изложенного объяснения лягушечьего тока едва ли возможно, — откуда иначе ему взяться?

Вот тот ряд знаменательных фактов, которыми открыл Дюбуа-Реймон свою знаменитую деятельность на поприще электрофизиологии. Обработав качественную сторону электродинамических явлений, представляемых мышцей и нервом, он стал изучать и количественную и затем приступил к исследованию физических и физиологических условий этих явлений. И мы последуем за ним; но прежде всего обеспечим за собою окончательно убеждение в том, что причина всех виденных нами электрических явлений на мышце и нерве лежит в организации этих органов, а не в форме опытов с ними, как иногда думали прежде. Всякий из вас, конечно, сознает, что если бы последнее предположение было справедливо, то все разобранные нами электрические явления не имели бы ровно никакого физиологического смысла. Рассмотрим же эти предположения. Существовало мнение, что электрические токи, показываемые мультипликатором, развиваются из соприкосновения животных частей с его концами. Из опытов с нашим инструментом вы уже знаете, что на границе между металлическими концами мультипликатора и смачивающею их жидкостью токов не существует. На границе между бумажными подушками, пропитанными раствором сернокислой окиси цинка, и подстилками, смоченными белком, их тоже нет, потому что, вы видите, подстилки лежат на подушках; я кладу на последние замыкательную подушку (замыкаю цепь мультипликатора) и стрелка остается в покое. Ток не развивается и из соприкосновения животных частей с подстилками, потому что, если б это имело место, то как объяснить отсутствие его при сообщении мультипликатора с так называемыми недеятельными точками, т. е. с двумя поперечными разрезами мышцы или нерва, точками их продольной поверхности, лежащими симметрично относительно экватора, и пр.? Можно было бы еще думать, что токи настолько зависят от формы опытов, поскольку они суть

результат молекулярных изменений, происходящих в мышце и нерве по отделении последних от тела, что токов, следовательно, может и не быть в мышце и нерве, когда органы эти связаны еще с телом. Эта мысль, как увидим впоследствии, когда будем говорить о физиологических условиях мышечного и нервного токов, несправедлива; но будь в ней и правда, она не уничтожала бы физиологического интереса разобранных нами явлений; потому что последние все-таки имели бы смысл органических процессов.

Итак, не в форме опытов лежат причины замеченных нами на мышце и нерве электрических токов. Остается, следовательно, искать ее в организации этих органов. Нервная и мышечная ткань, насколько последнюю можно рассматривать отдельно от первой, представляются по строению не однородным веществом, а сочетанием разнородных элементов, следовательно, a priori нет повода сомневаться в том, что каждая из них уже сама по себе заключает условия для развития токов.

Обращаюсь теперь к количественной стороне разобранных нами явлений. Прежде всего следовало бы найти способ измерять силу мышечного и нервного токов. Это было бы очень важно для физиологии, потому что давало бы в руки средства определять с точностью органические условия мышечного и нервного токов во время жизни, т. е. показало бы, под какими влияниями происходит колебание их. К сожалению, определение этих величин было до сих пор невозможно. Вам известно из физики, что для измерения силы токов есть несколько приемов (не забудьте при этом, что всякое измерение дает величину не абсолютно, а относительно другой тождественной величины, принятой за единицу). Меряют или электролитным действием, например количеством восстановляющегося металла на отрицательном электроде в продолжение определенного времени, или по формуле Ома, когда известна электродвигательная сила и величина сопротивления испытуемого электродвигателя, или, наконец, от-

клонением магнитной стрелки. Первый и последний способы не приложимы в нашем случае, независимо от прочих условий, уже по незначительности силы мышечного и нервного токов. Попытку определить электродвигательную силу мышцы, сделанную Жюлем Реньо, тоже нельзя назвать удачной, потому что в основе ее лежит ошибочное предположение. В цепь мультипликатора он вводит мышцу и термоэлектрическую пару из висмута и меди, как электродвигательную единицу. Оба электродвигателя расположены так, что токи их взаимно уравновешиваются. При этом он предполагает, что со стороны мышцы, как со стороны термоэлектрической пары, на стрелку действует ток во всей его целости; между тем для мышцы это несправедливо. Вспомните, что мышца во всей своей толще пропитана проводящею ток жидкостью, та же жидкость смачивает и всю свободную поверхность мышцы; следовательно, когда к последней приложены концы мультипликатора, то в проволоку его идет лишь часть тока, для остальной же побочным замыканием служит самое вещество мышцы и пропитывающая его жидкость. На этом основании часть тока, идущая по проволоке мультипликатора, и называется током, отведенным от мышцы или нерва. На этом же основании и нельзя приложить к определению силы мышечного и нервного токов ни одного из способов, существующих для этого в физике, и мы осуждены, таким образом, довольствоваться показаниями магнитной стрелки нашего мультипликатора, когда дело доходит до определения влияний, под которыми колеблется величина животноэлектрических токов. Ясно, что показаниям этим можно верить лишь под условием, когда в двух сравниваемых случаях сумма препятствий в цепи остается почти без изменения, а в отклонениях есть значительная разница, или когда можно какой-нибудь уловкой элиминировать из наблюдения колебание величины препятствий.

Сделав такое предостережение, я приступаю к изложению вопросов, играющих важную роль в гипотезе Дюбуа-Реймона

об электромолекулярном устройстве мышцы и нерва, именно к определению колебаний в силе мышечных и нервных токов, если изменяется место приложения концов мультипликатора по длине мышцы и нерва без изменения взаимного расстояния между этими концами, или если изменяется и последнее. Все, что будет сказано в этом отношении, равно относится к мышце и нерву, потому что явления, представляемые ими, тождественны.

При опытах с наложением ровно отстоящих друг от друга концов мультипликатора на различные точки по длине животных частей, величину сопротивления в цепи можно, конечно, считать приблизительно постоянной, следовательно, указания стрелки можно переносить на силу тока. Форма этих опытов очень проста. На подстилки, пропитанные белком, кладутся тонкие стеклянные пластинки, употребляемые для покрывания микроскопических объектов, таким образом, чтобы внутренний край этих подстилок оставался свободным. Через это мышца или нерв приходят лишь незначительною величиною своей поверхности, можно сказать линиею, в соприкосновение с концами мультипликатора. Из мышц лягушки для этих опытов всего удобнее бедренные: sartorius, rectus int. и semimembranosus (Кювье). При достаточной длине они имеют достаточно правильную призматическую форму. Исследуемая часть кладется первоначально на концы мультипликатора точками, симметрично лежащими относительно экватора. Стрелка тогда, как знаете, в покое. Начинают передвигать часть по подушкам инструмента. Стрелка начинает отклоняться, показывая ток в дуге мультипликатора от точки ближайшей к экватору к более удаленной от него. Сначала отклонение очень незначительно, едва заметно; с приближением же концов мультипликатора к свободному краю мышцы или нерва отклонение постоянно усиливается. Вы уже знаете, что если при дальнейшем передвижении один из концов мультипликатора коснется поперечного разреза, то отклонение разом значительно усиливается. Тот же ряд явлений

представляет и искусственная продольная поверхность мышцы. С точками поперечных разрезов подобных опытов делано не было и они едва ли возможны, потому что токи здесь вообще очень слабы и приготовление совершенно ровного поперечного разреза, которое здесь, конечно, необходимо, крайне трудно.

В опытах с наложением на животные части неровно отстоящих концов мультипликатора сумма препятствий в цепи изменяется таким образом, что с увеличением расстояния между точками приложения растет и препятствие.

Это обстоятельство, как сейчас увидим, для одной половины наших опытов даже выгодно, потому что им подкрепляется доказательная сила показаний магнитной стрелки. Для другой же половины опытов мы употребим в дело уловку, элиминирующую влияние препятствий. Форма опыта такая: подстилки со стеклами; исследуемая часть кладется на подушки, отстоящие друг от друга миллиметра на 3, на 4, так чтобы одна из них касалась поперечного разреза или точки продольной поверхности близ него. Стакан с другою подушкою двигается, а эта остается в покое; следовательно, подвижная точка идет от свободного конца мышцы или нерва к их экватору. Вы видите на опыте, что при движении стакана, несмотря на увеличение суммы препятствий в цепи, отклонение стрелки возрастает. Но возрастание это продолжается лишь до тех пор, пока подвижная точка не дошла до экватора: как только она перешла за него, то отклонения становятся меньше и меньше и, наконец, делаются нулем, когда другая подушка коснется точки, симметричной месту касания первой. Чтобы решить, не происходит ли последнее уменьшение от возрастания суммы препятствий в цепи, и вообще для элиминирования влияния колебаний последней величины из сравнительных животноэлектрических опытов употребляется так называемый способ компенсации. В цепь мультипликатора вводятся сравниваемые электровозбудители, так чтобы токи их имели противоположное направление; тогда для каж-

дого из них отдельно сумма препятствий в цепи остается постоянной, следовательно, показания стрелки будут находиться в зависимости лишь от разницы в величине электровозбудительных сил. Та же самая мысль лежит, как видите, в основе описанной выше попытки Жюля Реньо определить величину электродвигательной силы мышцы, но там она была неприложима, здесь же приложение ее возможно, потому что мы сравниваем между собою отведенные токи двух мышц или двух нервов. Для этих опытов между отодвинутыми друг от друга более обыкновенного подушками мультипликатора помещается на изолированной подставке, в одной высоте с ними, промежуточная бумажная подушка параллелепипедической формы, покрытая, как и первые, белочными подстилками со стеклом. Расстояние промежуточной подушки от каждой из главных определяется длиною испытуемой животной части. Берутся две одноименные мышцы или два одноименных нерва от одной и той же лягушки (при этом условия величины электровозбудительных сил в обоих объектах приблизительно одинаковы) и размещаются, примерно, следующим образом: левая подушка — поперечный разрез мышцы или нерва; левый край промежуточной подушки — точка пересечения экватора с продольною поверхностью мышцы или нерва; правый край промежуточной подушки — точка продольной поверхности другой мышцы или другого нерва, лежащая за экватором относительно поперечного разреза, который прилежит к правой подушке. Мышцу или нерв слева мы назовем первыми, а те же части справа — вторыми. Ясно, что при таком расположении электровозбудителей токи, развиваемые ими, идут навстречу друг другу и, следовательно, вычитаются. Стало быть, если замеченное нами уменьшение отклонения стрелки при переходе подвижной точки за экватор, когда другая оставалась в покое, зависело от нарастания суммы препятствий в цепи, в сущности же при этом условии сила тока возрастала, то мы должны теперь получить отклонение стрелки в сторону, соответствующую току, развиваемому вторым объектом. Этого,

как видите, нет и никогда не бывает; напротив, стрелка отклонена в смысле тока первого объекта, и отклонение это тем сильнее, чем далее за экватором лежит точка продольной поверхности второго. Итак, нет сомнения, что комбинация, дающая в каждой мышце и в каждом нерве наибольшее отклонение стрелки, соответствует поперечному разрезу этих органов и точке пересечения экватора с их продольною поверхностью.

Теперь, когда для каждой мышцы и нерва найдена самая деятельная электродвигательная комбинация, можно приступить к решению вопросов, в какой связи стоит сила мышечного и нервного токов с массой развивающих их органов, т. е. с длиной и толщиной мышц и нервов.

Посмотрим прежде, как влияет длина. Для этого надо исключить влияние различия величины поперечных разрезов, следовательно, брать одноименные части (из мышц лучше всего бедренные) от обеих ног лягушки; одну из них делать короче и сравнивать силы токов при наиболее деятельных комбинациях посредством способа компенсации. При этих опытах поперечные разрезы следует делать с особенною тщательностью, и потому с мышцами они возможны лишь в кабинете, на нервах же легко удаются. Длиннейшая мышца и длиннейший нерв дают всегда большее отклонение магнитной стрелки. На этом основании можно думать, что электродвигательные элементы мышцы и нерва расположены по длине этих органов подобным же образом, как такие же элементы в вольтовом столбе, для которого удлинение совпадает с увеличением числа электровозбудителей (разумеется, если толщина элементов остается неизменной), следовательно, и с усилением тока. Можно думать после этого, что если ввести в круг мультипликатора не одну, а цепь мышц, расположенных так, что поперечный или продольный разрез каждой предыдущей части касается с продольным или поперечным разрезом каждой последующей, то отклонение стрелки должно усиливаться. Это в самом деле и имеет место, как показали опыты Нобили

и Маттеуччи. Но усилению этого эффекта с умножением мышечных элементов цепи существует, конечно, предел, который дан отношением между величиной сопротивления в электродвигательной цепи и в замыкающей ее дуге мультипликатора.

Для решения вопроса о связи толщины мышцы с силой ее тока очень удобен препарат, состоящий ex adductore magno cum semimembranoso (Кювье), — мышц, связанных у лягушки посредством влагалища как бы в одну. Эта сложная мышца кладется на концы мультипликатора с одной стороны, а с другой одна из составляющих ее половин. Кладут с обеих сторон самыми деятельными точками и сравнивают силы токов посредством компенсации. Перевес тока всегда бывает на стороне толстейшей мышцы. Чтобы решить, имеет ли мышца и здесь по расположению своих деятельных элементов аналогию с вольтовым столбом, Дюбуа должен был испытать, остается ли перевес относительно силы тока на стороне толстейшей мышцы и в том случае, если препятствие в дуге мультипликатора сделано несравненно бо́льшим против того, которое существует внутри электровозбудителя, или нет. Вам, конечно, известно из физики, что если препятствие вне электровозбудителя значительно превышает существующие внутри его, то увеличение электровозбудительной поверхности не усиливает эффекта цепи. Стало быть, если мышца представляет аналогию с вольтовым столбом и относительно поперечного разреза, то перевес толстой мышцы над тонкою можно уничтожить введением в дугу мультипликатора какого-нибудь значительного препятствия, например тонкой длинной нити, смоченной раствором медного купороса. Дюбуа так и делал, но перевес на стороне толстой мышцы все-таки оставался.

Итак, относительно поперечного разреза мышца в устройстве своем не представляет аналогии с вольтовым столбом.

VI

Гипотеза Дюбуа-Реймона об электромолекулярном устройстве мышцы и нерва

Если вы бросите взгляд на две последние лекции, то легко убедитесь, что до сих пор мы констатировали лишь факт о присутствии электрических токов в животном теле, нашли в мышцах и нервах исключительные места их образования и, наконец, определили, насколько возможно, законность этих явлений. Мы разбирали, следовательно, до сих пор фактическую сторону вопроса об электрических явлениях, представляемых мышцей и нервом в их покойном состоянии. Неудивительно после этого, что беседы наши отличались до сих пор бедностью выводов. Теперь же настало время и для последних. Ближайшей нашей задачей будет определение физического и физиологического значения разобранных нами явлений, говорю — физического и физиологического, потому что мы, к сожалению, еще далеки от того времени, когда из физических свойств органа можно будет вывести полную историю его физиологической деятельности.

Определить физическое значение электрических явлений, представляемых мышцей и нервом, значит найти в последних физические условия для развития этих явлений в той самой форме, как они представляются нам по своему электромагнитному действию, т. е. по влиянию их на магнитную стрелку. Задача здесь в сущности та же, что некогда для Ампера вопрос об устройстве магнита в электродвигательном отношении, так блестяще решенный им на основании уже известных тогда в науке фактов о взаимном отношении между электродинамическими и магнитными явлениями. Но здесь трудностей решения вопроса значительно больше: 1) электродинамические явления мышц и нервов разнообразнее тех, которые представляет нам магнит, следовательно, гипотеза наша должна удовлетворять большему числу условий; 2) явления наши, как увидим впоследствии, подвижнее магнитных; наконец, 3) мы не имеем, как уже не раз было замечено, меры для

разобранных нами явлений. На этих основаниях нельзя и ожидать, чтобы гипотеза Дюбуа могла равняться по своей законченности и степени истинности с знаменитой амперовской теорией магнита — она не удовлетворяет многим условиям; но в самом развитии ее лежит столько таланта, столько логической последовательности, что я считаю долгом представить ее вам, как образец физического метода исследования в физиологии; тем более, что в нашей науке это до сих пор единственный пример, где от конкретных явлений, представляемых органом, можно перейти с некоторой вероятностью к его молекулярному устройству.

Доказав в прошлые лекции, что причина электрических явлений нервов и мышц не лежит в сочетании различных тканей, составляющих эти органы, и не в форме опытов с последними, мы, естественно, были приведены к мысли, что причина эта лежит в устройстве самой мышечной и нервной ткани. И так как вам уже известно, что по опытам Дюбуа первичное мышечное волокно и части нерва, расщепленного по длине, представляют в сущности те же явления что и целостные органы, то условия для развития токов, конечно, нужно искать в организации первичных волокон мышцы и нерва. Говорить здесь о микроскопическом строении этих элементов было бы бесполезно, потому что связать между собою их анатомическую форму и электрические свойства нет никакой возможности, тем более, что и воззрения наши на форму органов не совсем еще установились. Притом ниже вы увидите, что есть обстоятельства, заставляющие искать электродвигательные противоположности в элементах мышцы и нерва бесконечно малых, не подлежащих, следовательно, микроскопическому исследованию.

Итак, обратимся снова к вопросу: какие средства представлялись Дюбуа для определения устройства мышцы и нерва в электродвигательном отношении? Конечно, одно: выстроить такую шематическую электродвигательную комбинацию, которая удовлетворяла бы всем явлениям, представ-

ляемым мышцей и нервом. Единственный возможный для этого путь был — экспериментальный.

Первое условие, которому должна была удовлетворять шема, состояло в том, чтобы электровозбудители были погружены в слой жидкого проводника. Вы помните, что для мышцы и нерва это обстоятельство всегда имеет место, потому что они всегда во всей своей толще пропитаны жидкостью. Таким образом, Дюбуа пришлось заниматься исследованием сложного вопроса о движении электрических токов по жидким проводникам, имеющим 3 измерения, когда в них погружены электровозбудители. Чтобы облегчить вам возможность следить за рядом опытов Дюбуа и судить о значении их в деле решения основной задачи, я должен предварительно сказать несколько слов о движении электрических токов по линейным проводникам вообще. Примем тонкую металлическую проволоку, согнутую в кольцо, за линию. Движение электричества по проволоке станем рассматривать, для большей ясности, как движение электрических жидкостей. Вам известно, что тела, по которым движется электричество, представляют большее или меньшее сопротивление этому движению; и от чего бы ни зависело это сопротивление, во всяком случае ясно, что если в проводнике движение должно продолжаться, то необходимо в какой-нибудь точке его присутствие движущей силы. Последнюю можно искать, например, в притягательных и оттолкательных силах электрических жидкостей, положительной и отрицательной, которые мы вообразим себе распределенными по проводнику таким образом, что наибольшее количество положительной материи скопилось у одного конца проводника и идет, постепенно убывая, к другому, где она $=0$; для отрицательной жидкости то же самое распределение, но только в обратном направлении (рис. 11)*. Ясно, что при этом условии каждая частичка

* На рисунке это выражено шематически тем, что плюсы и минусы идут навстречу друг другу, постоянно уменьшаясь.

положительной жидкости, где бы она ни была взята по длине проводника, будет двигаться в направлении стрелки *a*, потому что впереди ее сумма притягательных сил больше, чем позади, сумма же оттолкательных, наоборот, меньше; то же самое, но в обратном направлении, имеет место и для всякой частицы отрицательной жидкости. Движение жидкостей по проводнику будет, следовательно, повсеместное; но оно,

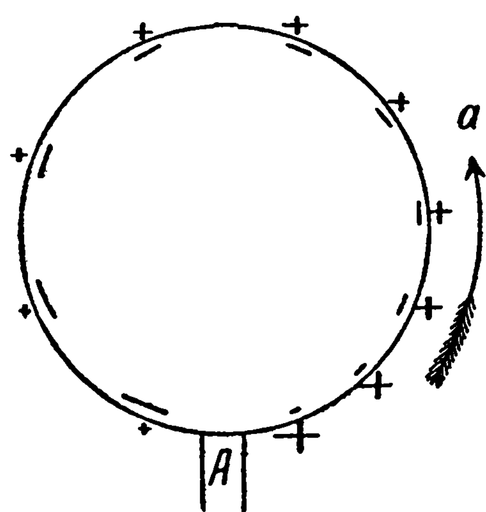


Рис. 11

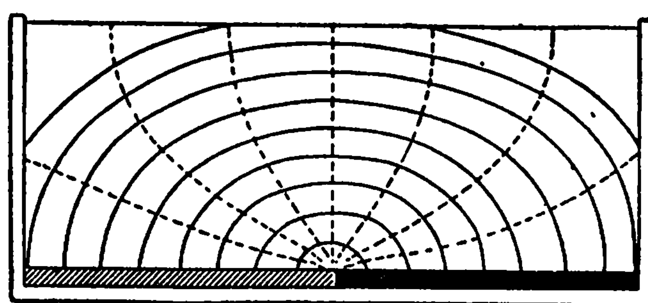


Рис. 12

подобно разряду лейденской банки, будет длиться лишь мгновение, потому что прекращается, коль скоро разнородные электрические жидкости распределятся по проводнику таким образом, что в каждой точке по длине его напряжения жидкостей, т. е. количества их, будут равны. Чтобы сделать движение продолжительным, нужно, следовательно, ввести в какую-нибудь точку *A* проводника силу, которая вслед за уравновешением разнородных электрических напряжений по длине его тотчас родила бы снова описанное нами распределение электрических жидкостей. Тогда движение было бы непрерывным рядом электрических разрядов и казалось бы для наших тупых чувств неперемежающимся лишь потому, что разряды эти следовали бы друг за другом в чрезвычайно короткие промежутки времени. Присутствие такой силы в проводнике придало бы движению, сверх продолжительности, характер постоянства: это значит, в данную единицу времени через одну и ту же точку проводника проходило бы всегда одно и то же количество электрической жидкости, следовательно, электрические напряже-

ния в различных точках проводника оставались бы постоянными. Пример описанной нами силы, которую называют электровозбудительною или электродвигательною, представляют в гальванической паре те, которые действуют на границах соприкосновения металлов с жидкостью. Если мы представим себе проводник, состоящим из многих параллельных линий, то сумма описанных явлений остается в сущности без изменения; но тогда поперечный разрез проводника будет представлять не точку, а плоскость; следовательно, чтобы движение было в нем постоянно, необходимо допустить равенство электрического напряжения для всех точек, лежащих в этой плоскости; последние и называются поэтому изоэлектрическими.

Резюмируя все сказанное, выводим, что движение электрического тока по проводнику происходит от точки большего напряжения к точке меньшего и бывает постоянно лишь под условием, если величина напряжения каждой точки проводника абсолютно и относительно остается неизменною.

Теперь мы можем приступить к описанию опытов Дюбуа. Он взял две одинаковые по величине четырехугольные пластинки из меди и цинка, поместил их в стеклянный четырехугольный стакан, так чтобы они совершенно покрывали его дно и касались в одной линии друг с другом. Поверх пластинок налил слабого водного раствора серной кислоты. При этом, как видите, по жидкости проходит система электрических токов, потому что, погружая в нее концы мультипликатора *, мы получаем отклонение стрелки. Отклонение это, как легко заметить, при одинаковой глубине погружения и неизменности расстояния концов мультипликатора между собою всего сильнее, когда концы лежат симметрично по обе стороны линии касания цинка и меди. С удалением от

* Для этих опытов чувствительный инструмент Дюбуа употреблять не следует, потому что токи относительно сильны, поэтому при действии их на стрелку легко может пострадать астазия последней.

последней в обе стороны отклонения постепенно ослабевают. Если при несимметричности положения концов мультипликатора относительно срединной линии расстояние между ними увеличивается, то иногда получается усиление отклонения, иногда нет. Ряд этих фактов был объяснен уже Дюбуа, и впоследствии справедливость его объяснений вполне доказана Гельмгольцем. Дело здесь такого рода. Металлические пластинки в местах касания с жидкостью представляют электровозбудительные поверхности; электрические напряжения точек, лежащих в этих поверхностях, отдельно равны между собою; следовательно, эти первые — две изоэлектрические поверхности наибольшего и наименьшего напряжения (мы рассматриваем лишь положительный ток, идущий от цинка к меди). Прочие изоэлектрические поверхности должны иметь приблизительно направление точечных линий (рис. 12; на чертеже линии эти изображают пересечение изоэлектрических поверхностей с плоскостью бумаги); кривые же распространения токов по жидкости должны иметь приблизительно форму сплошных кривых линий чертежа. К такому воззрению приводит нас убеждение в необходимости симметричного распределения токов по жидкости, вследствие симметричности самых пластинок, а кроме того, следующий простой и наглядный опыт. Вот десть пропускной бумаги, смоченная водным раствором сернокислой окиси цинка и лежащая на стеклянном листе. К одному из краев ее близ середины я прикладываю цинковые концы электродов от вторичной спирали индукционного аппарата. Пропускаю через бумагу перерывистый ток. Ясно, что путей прохождения последнему по поверхности бумаги может быть бесчисленное множество. Есть возможность доказать, однако, что эти пути должны иметь приблизительно форму кривых, изображенную на рис. 13. Поверьте мне пока на-слово, что перерывистый ток, приложенный к двум точкам по длине нерва, производит очень легко продолжительное сокращение в соответствующей нерву мышце; если же ток идет поперек продольной оси нерва, то

сокращения не бывает. Ясно, что если предположение наше справедливо, то при положении нерва в направлении линии *ab* сокращения не должно быть, или оно должно быть слабо (потому что положить нерв так, чтобы кривые распространения токов пересекали его действительно перпендикулярно к продольной оси, очень трудно); напротив, оно должно являться всякий раз, когда нерв положен в направлении линий *cd* и *ef*. Вы видите, что это в самом деле так. Следовательно, процесс распространения токов по жидкому проводнику и положение изоэлектрических поверхностей действительно подобно тому, которое изображено на рис. 12. Отсюда уже ясно следует, что разница в величинах напряжения двух равноотстоящих друг от друга изоэлектрических кривых (т. е. линий пересечения поверхностей с плоскостью бумаги) тем больше, чем короче эти кривые; следовательно, она растет с приближением от краев жидкости к линии прикасания металлов и достигает maximum, когда соответствующие точки стоят симметрично относительно этой линии. Если прибавить к сказанному еще выводы, полученные Гельмгольцем при изучении явлений наложения линейных проводников на поверхность телесных, через которые идет система электрических токов, то и объяснятся все электромагнитные явления, замеченные Дюбуа на пластинках меди и цинка, погруженных в жидкость. Гельмгольц доказал аналитически и подтвердил путем опыта следующее положение: если линейный проводник известной величины препятствия *w* приложен к двум точкам поверхности телесного, в котором величина препятствия $= W$ и через который идет система токов, то концы первого непременно опираются на точки двух изоэлек-

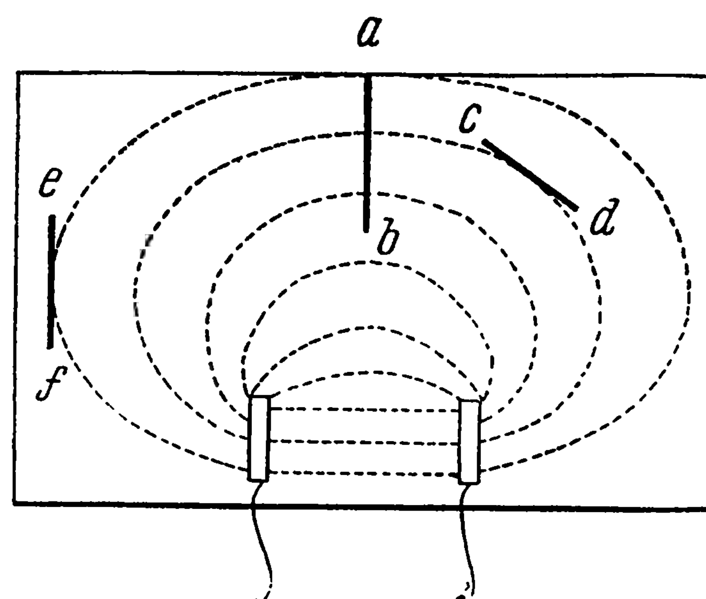


Рис. 13

трических плоскостей разного напряжения; если последние величины, выраженные числами u и v, принять за величины электродвигательных сил, то сила тока, отведенного линейным проводником от телесного, будет равна разности этих величин, разделенной на сумму препятствий в системе проводников. В нашем случае будет $S=\frac{u-v}{W+w}$. Теперь ясно, что с передвиганием дуги B от края сосуда к средине его S (вместе с тем, конечно, и отклонение стрелки) должно расти, потому что с этим передвиганием растет числитель; ясно, что при положении дуги B, симметричном относительно срединной линии, S должно иметь наибольшую величину. Понятно также, почему с увеличением расстояния между ножками дуги B, при несимметричности их положения относительно срединной линии, S иногда растет, иногда нет: при этом условии всегда увеличивается числитель, но вместе с тем растет и знаменатель, вследствие увеличивания W (рис. 14).

Исследовав сочетание двух металлических пластинок, Дюбуа берет их четыре и кладет на дно сосуда друг подле друга таким образом, что цинковые лежат в средине, а медные по бокам. При этом сложная цинковая поверхность вдвое больше каждой из медных. Мультипликатор указывает, что здесь по жидкости проходят две отдельные системы токов, и каждая из них совершенно подобна той, которая существует для одной пары пластинок. При положении концов мультипликатора в жидкости, симметричном относительно срединной линии сложной цинковой поверхности, стрелка остается в покое, что указывает на равенство величин напряжения в точках приложения концов мультипликатора. Простой взгляд на рис. 15 убеждает в этом. Если концы мультипликатора опираются на точки, не симметричные относительно срединной линии сложной цинковой поверхности, то в дуге мультипликатора является ток от точки, ближайшей к этой линии, к точке, более удаленной от нее. Причина этому — бо́льшая величина напряжения в первой точке (рис. 15 опять

объясняет это вполне). Наконец, и здесь по поверхности жидкости в каждой из ее половин есть два положения, при которых отклонение стрелки наибольшее, и каждая из них соответствует симметричному положению концов мультипликатора относительно линии соприкасания цинка с медью. Изложенные электромагнитные явления уже достаточно доказывают, что токи, существующие в жидкости, распределены в ней, действительно, в две отдельные системы. Но мы убе-

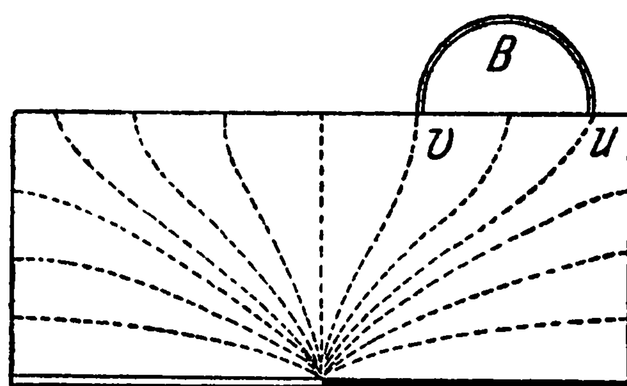


Рис. 14

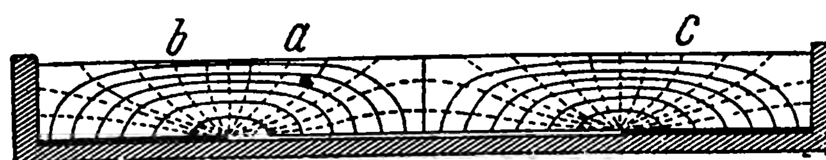


Рис. 15

ждаемся, кроме того, в необходимости такого распределения следующими простыми рассуждениями. Вообразим себе вертикальную плоскость, которая против средины сложной цинковой поверхности делит массу жидкости пополам. На рис. 16 в линии *AA* видно пересечение ее с плоскостью бумаги. Ясно, что эту плоскость будут прорезывать токи, если они переходят с одной половины жидкости на другую. Ясно также, как показывают кривые *ab* и *a'b'*, *cd* и *c'd'*, что для каждой комбинации меди и цинка одной половины с цинком и медью другой [половины] существует другая симметричная и совершенно подобная первой [комбинация], посылающая по жидкости ток в противоположном направлении первой. Эти симметричные, противоположные по знаку токи пересекут плоскость *AA* непременно в одной точке; следовательно, все точки последней будут иметь электрическое напряжение $= 0$. Это и значит, что система токов не будет переходить из одной половины в другую, потому что плоскость, в которой все точки имеют нулевое напряжение, равнозначуща с изолирую-

щей перегородкой, которая, конечно, предупреждала бы смешение токов двух половин.

Если в разобранном сочетании двойной пары металлических пластинок медные будут согнуты под прямым углом относительно цинковых, то существенных изменений в электрических явлениях не произойдет. При положении концов мультипликатора, симметричном относительно срединной ли-

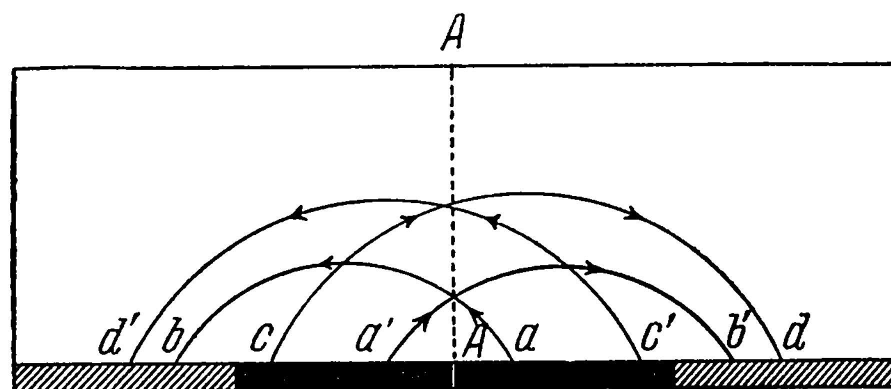


Рис. 16

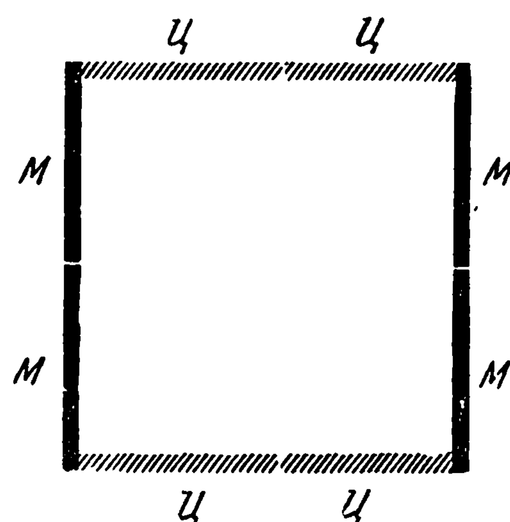


Рис. 17

нии сложной цинковой поверхности, тока не будет. Напротив, отклонение получится наибольшее, если один конец мультипликатора будет стоять против цинка, а другой против соседней меди. То же будет, если сочетаем между собою две сложные цинковые пластинки с изогнутыми медными так, как это показано в рис. 17. Возможность перехода от последнего сочетания к форме цилиндра, у которого боковая поверхность цинковая, а основания медные, уже не требует доказательства, потому что рис. 17 может выражать одинаково и разрез куба по одной из его осей, и продольный разрез цилиндра.

На последней форме мы должны некоторое время остановиться, потому что в электрическом отношении она представляет аналогию с призматическим отрезком мышцы или нерва, если продольную поверхность последних сравнить с цинковою цилиндра, а поперечные разрезы этих органов с его медными основаниями.

VII

Продолжение прошлой лекции. — Критика электромолекулярной гипотезы Дюбуа

Под конец прошлой лекции было упомянуто, что между медным цилиндром, которого боковая поверхность покрыта цинком, и призматическим отрезком мышцы или нерва существует аналогия относительно электрических явлений.

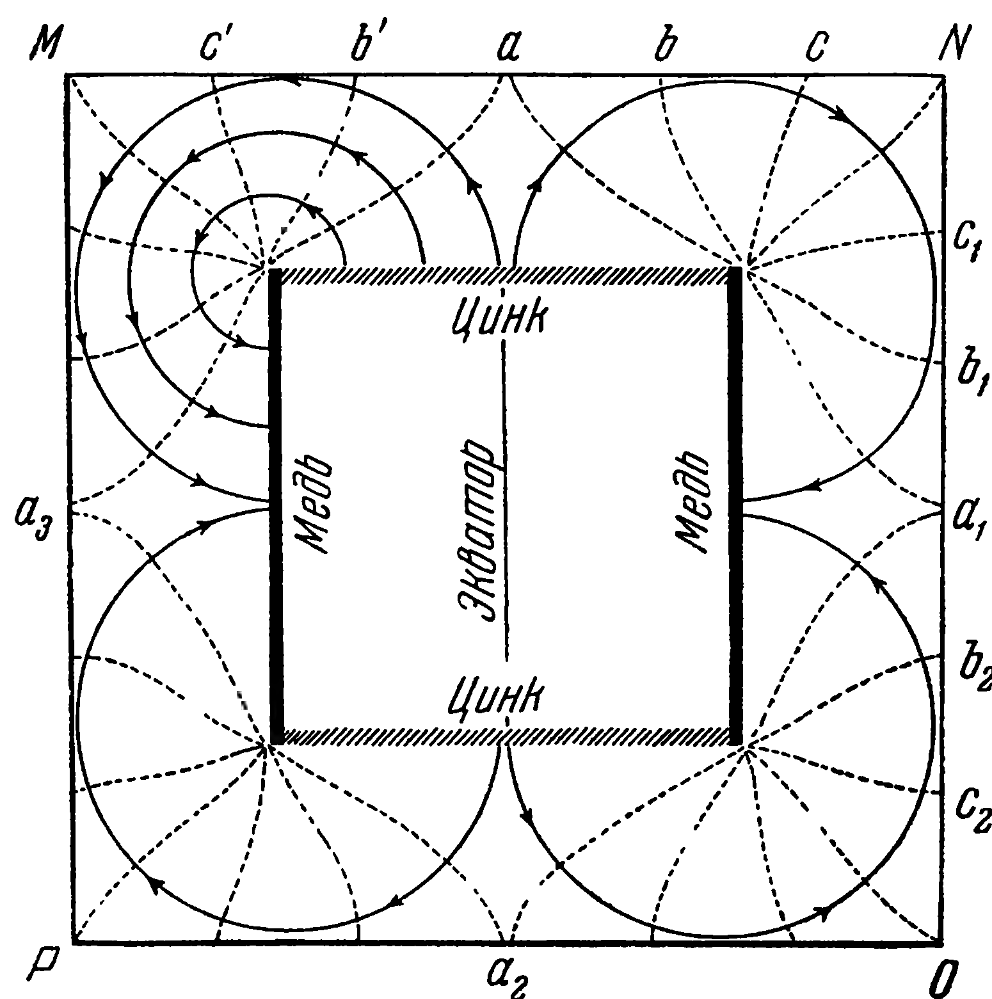


Рис. 18

В доказательство этого предлагаю сравнить известное уже вам шематическое изображение (рис. 10) системы токов, отведенных от мышцы и нерва, с системою, получаемою от цилиндра и представленною на рис. 18. Здесь ломаная линия *MNOP* обозначает границу жидкого проводника; точечные линии — следы изоэлектрических плоскостей; сплошные кривые линии — пути распространения токов по жидкости; стрелки на кривых — направление токов. Все четыре системы токов идут вообще от средин цинковых поверхностей (от экватора на мышцах и нервах) к срединам медных (к среди-

нам поперечных разрезов на мышцах и нервах). Сочетания точек, не дающие тока, здесь те же, что и в животных частях; они соответствуют положению концов мультипликатора, симметричному относительно средин цинковых поверхностей, например bb', средин медных, например b_1b_2, двум симметрично лежащим точкам верхней и нижней цинковой поверхности, например aa_2 (это сочетание соответствует тому случаю, когда к продольной поверхности мышцы приложены концы мультипликатора в плоскости, перпендикулярной к направлению фибр), и таким же точкам правой и левой медной — a_1a_3. Чтобы выяснить себе направление токов, отведенных отдельно от цинковой и медной поверхностей, не нужно забывать, что по поверхности жидкого проводника наибольшее положительное напряжение существует в точках a и a_2; отсюда в обе стороны оно постепенно слабеет и в точках a_1 и a_3 имеет наименьшую величину. Поэтому ясно, что при сочетании N с b и c в дуге мультипликатора получается в первом случае ток от b к N (от точки, ближайшей к экватору, к точке, более удаленной от него), во втором от N к c (от точки, более удаленной от средины поперечного разреза, к точке, ближайшей к ней). Ясно также, что при сочетании N с a ток должен быть сильнее, чем при сочетании первой точки с c, b, b', c' (на мышце и нерве вы видели, что с увеличением расстояния между концами мультипликатора, приложенными к продольной поверхности животных частей, отклонение стрелки усиливается лишь до тех пор, пока один из концов не перешел за экватор). Наконец, понятно, что самое деятельное сочетание соответствует положению одного конца мультипликатора над цинковою поверхностью (точкой продольного разреза) и медною (точкой поперечного).

Но здесь и кончается аналогия. Для цилиндра сумма описанных явлений существует лишь под условием равенства или, по крайней мере, приблизительного равенства между его высотой и диаметром основания. С увеличением первой насчет второго, как это существует для тонкого, длинного

отрезка нерва или первичного мышечного волокна, если и не уничтожается симметричность расположения систем токов, то во всяком случае изоэлектрические плоскости над поверхностью цинка принимают столь пологое направление, что токи, отведенные от этой поверхности, будут чрезвычайно слабы, и тем слабее, чем высота цилиндра, при прочих равных условиях, более (рис. 19). Для нерва же и мышцы мы

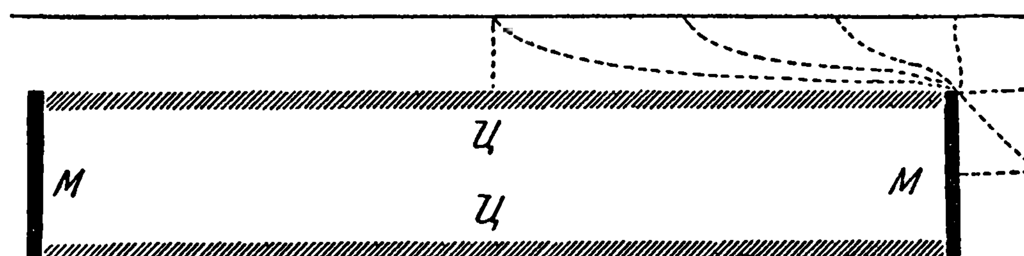


Рис. 19

видели противное. Объяснения этому противоречию не может быть в том, что здесь мы имеем дело с металлическими электровозбудителями; там же эту роль играют так называемые проводники 2-го класса. Если принять расположение электровозбудителей в мышце и нерве за совершенно тождественное описанному нами сочетанию металлических поверхностей, то различия в явлениях теоретически могут быть в обоих случаях лишь количественными, поскольку разнятся между собою величины электровозбудительных сил и сопротивлений. И, конечно, всякий согласится, без дальнейших доказательств, что напряженность электрических явлений должна быть на стороне металлических электровозбудителей; следовательно, что существует для них, то еще в большей степени должно существовать для мышц и нервов.

Итак, первичное мышечное и нервное волокна имеют в электродвигательном отношении иное устройство, чем медный цилиндр с цинковой боковой поверхностью *. К убежде-

* Здесь кстати заметить, что при рассматривании микроскопического устройства первичного мышечного и нервного волокон легко может родиться мысль о происхождении в них токов вследствие элек-

нию в их несходстве приводит нас еще то обстоятельство, что под влиянием гальванического тока электрические явления мышц и нервов претерпевают быстрые изменения (см. лекции [XVII и XVIII] об электротоне и отрицательном колебании тока), что требует очень подвижного электродвигательного устройства животных частей, а в форме описанного нами цилиндра оно далеко не удовлетворяет этому условию. Дело

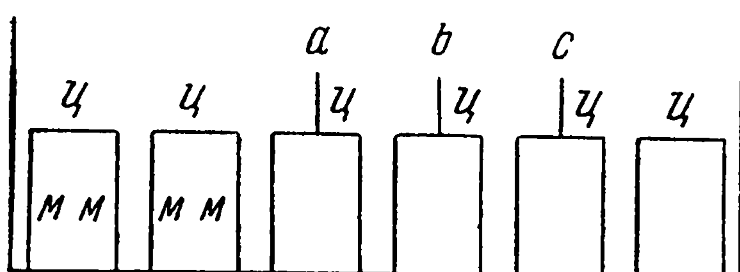


Рис. 20

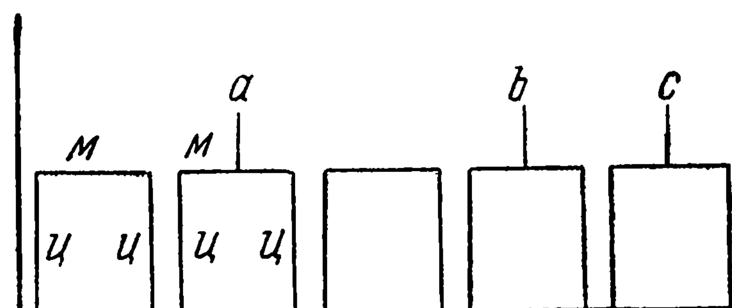


Рис. 21

другого рода, если форму цилиндра свести на очень малые величины и расположить их по длине проводника друг подле друга правильными рядами. Тогда цинковые и медные бока могли бы удержать смысл сплошных, однородно устроенных поверхностей; а между тем устройство удовлетворяло бы идее подвижности. Дюбуа так и сделал; но при этом ему, конечно, пришлось исследовать явления, представляемые системой отдельных цилиндров, расположенных в ряды. Рис. 20 представляет ряд изогнутых пластинок, где цинковые поверхности лежат в одной плоскости; эти шематические опыты относятся у него к исследованию устройства продольной поверхности мышцы и нерва. На рис. 21, наоборот, в одной плоскости лежит медь, и опыты относятся к устройству поперечного разреза. Входить в подробности описания этих опытов я не

трической разнородности между стенкой волокна и его содержимым. Такое электродвигательное устройство вполне соответствовало бы медному цилиндру с цинковой боковой поверхностью. Так как последний не удовлетворяет всем электрическим явлениям, представляемым элементами мышц и нервов, то ясно, что не в различии оболочек последних от их содержимого лежит причина электрических явлений.

стану; скажу лишь, что наложение дуги мультипликатора в точках *a* и *b* в обоих случаях оказалось недеятельным; при сообщении *a* с *c* получился в первом случае ток от *a* к *c*, во втором наоборот — точка против цинка и меди дала сильное отклонение и пр. Одним словом, на этой шеме Дюбуа получил те же самые явления, как на каждом отдельном цилиндре, но под условием, если расстояние между последними, в сравнении с их размерами, незначительно. Как бы пред-

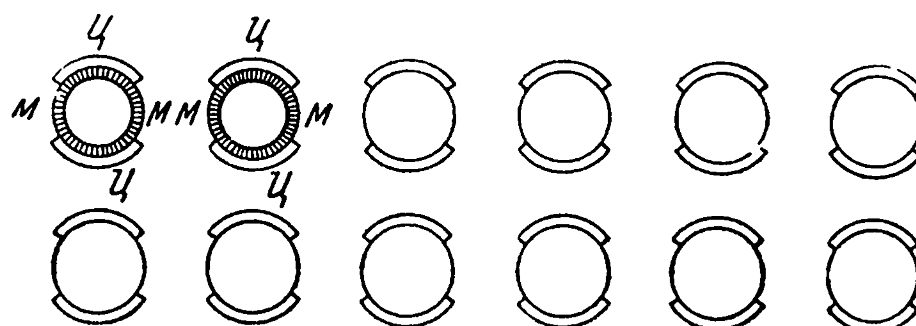


Рис. 22

чувствуя будущие возражения, Дюбуа старается объяснить полученные им явления тем, что от наложения дуги мультипликатора на две точки проводника, по которому проходят без этого несколько отдельных систем токов, изменяется в последнем расположение изоэлектрических плоскостей, пути токов скрещиваются и величины последних суммируются. Как бы то ни было, а задача Дюбуа была, повидимому, кончена. Он имел уже возможность выстроить из меди, цинка и серной кислоты шему, которая по своему влиянию на магнитную стрелку представляет те же самые явления, что нерв и мышца. Вот эта знаменитая шема: в четырехугольную продолговатую доску вмазаны посредством сургуча, стоймя, несколько рядов полых медных цилиндров, покрытых внутри лаком, чтобы предупредить смачивание их поверхностей жидкостью (рис. 22). Снаружи каждый цилиндр обложен с двух противоположных сторон по всей высоте бока цинковыми пластинками *ц*, *ц*. Цилиндры расположены друг подле друга таким образом, что по длиннейшему боку четы-

рехугольной доски стоит фронтом всегда цинк, по короткому — всегда медь. Это отношение разнородных металлических поверхностей, которым обусловливается электродвигательный характер шемы, сохраняется для какой угодно малой части ее, если делить шему на продольные и поперечные ряды цилиндров (в мышце и нерве, как вы помните, то же самое). Для опытов доска погружается цилиндрами в четырехугольный сосуд с водным раствором серной кислоты. В промежуточный слой жидкости между стенками сосуда и границами шемы погружаются концы мультипликатора. Шема, как было уже упомянуто, дает в электромагнитном отношении те же явления, как отрезки мышц и нервов. Следовательно, Дюбуа оставалось только перенести ее устройство на последние органы. В этом перенесении цилиндру приданы полусферические основания и самая величина его доведена до молекулярной. Таким образом явилась знаменитая гипотеза Дюбуа-Реймона о периполярном расположении электродвигательных молекулов по длине мышечного и нервного волокон. Рис. 23 и 24 представляют шематические изображения ее. В первой модификации электрические противоположности, представляемые цилиндром, соединены на одном молекуле, во второй — на двух; поэтому в последней каждая пара молекулов составляет как бы один и половины ее, на этом основании, сближены между собою. Когда будем говорить об электротоне, то увидим, что вторая модификация удобнее объясняет явления его, чем первая.

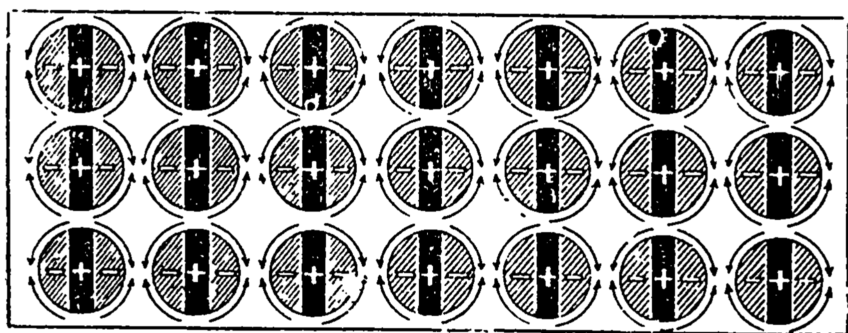


Рис. 23

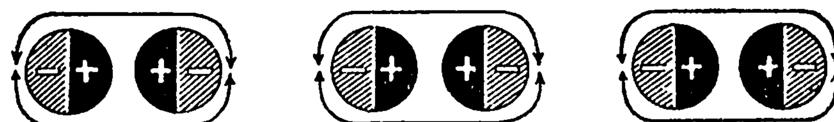


Рис. 24

Гипотезою Дюбуа достигался результат еще небывалый в физиологии: целый ряд явлений сводился на молекуляр-

пое устройство производящего их органа, и неудивительно, что тогда казалось уже близким время, когда для науки перестанут быть тайной сущность нервного возбуждения и акт мышечного сокращения. Вскоре, однако, явились возражения против гипотезы. Вы помните закон, найденный Гельмгольцем относительно силы тока, отведенного от телесного проводника, по которому идут системы токов. В приложении к случаям, где по жидкости шла одна или две отдельные системы токов и где электровозбудительные поверхности имели сравнительно с концами мультипликатора конечные величины,

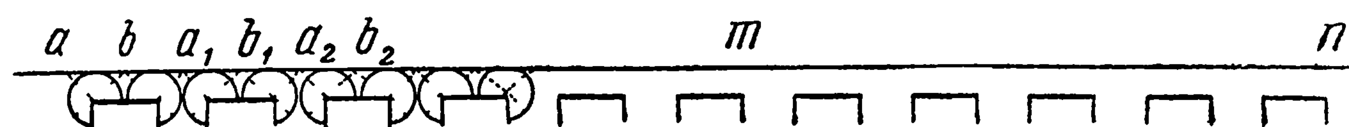


Рис. 25

закон этот служил ключом ко всем виденным нами явлениям на мультипликаторе. Будучи же приложенным к ряду многочисленных бесконечно малых по величине электровозбудителей, закон этот доказал несходство такого электродвигательного сочетания с устройством мышечного и нервного волокон. Если вообразим себе, в самом деле, ряд чрезвычайно малых металлических электровозбудителей, погруженных в слой жидкого проводника таким образом, что во фронте лежат цинки, то каждый из концов мультипликатора, приложенный к поверхности жидкости, будет опираться не на несколько изоэлектрических плоскостей какой-нибудь одной системы токов, а на множество систем разом, например от m до n (рис. 25). Притом системы токов от наложения на поверхность проводника дуги мультипликатора не могут, как доказал Гельмгольц, суммироваться. Следовательно, на основании закона, выведенного им для отведенных токов, величина электродвигательной силы, действующей на каждую ножку дуги мультипликатора, будет равна средней величине из суммы всех частных напряжений тех точек поверхности про-

водника, с которыми ножка эта находится в соприкосновении. В нашем случае по всей длине поверхности проводника частные напряжения различных точек постоянно колеблются; притом колебания эти для каждой отдельной системы токов повторяются в одном и том же порядке: именно, напряжение, имея в точках a определенную величину, в направлении к точкам b постоянно увеличивается, отсюда до a_1 также постоянно падает и в a_1 величина напряжения та же, что в a. Следовательно, по всей поверхности проводника величина напряжения колеблется бесчисленное множество раз между пределами, соответствующими a и b. Ясно, что величина среднего напряжения для каждой точки проводника должна лежать между этими пределами. Эта средняя величина и будет выражать ту электродвигательную силу, которая действует на каждую точку конца мультипликатора, следовательно, и на всю поверхность. При этом условии и выходит, что к каким бы местам жидкого проводника на его фронтовой поверхности (цинковой) ни были приложены концы мультипликатора, на них будут действовать равной величины электродвигательные силы, следовательно, тока быть не может. Другими словами, предполагая гипотезу Дюбуа относительно электродвигательного устройства мышцы и нерва справедливою, нельзя было бы получить отведенных токов от двух точек их продольной поверхности или поперечного разреза; ток существовал бы лишь при сочетании этих разнородных поверхностей, потому что средняя величина положительного напряжения над медным фронтом во всяком случае менее, чем над цинковым. После сказанного нечего, кажется, и доказывать, что гипотеза Дюбуа не удовлетворяет, кроме того, явлениям усиления токов с возрастанием резмеров мышцы нерва.

То обстоятельство, что Дюбуа в своих опытах с шемами, изображенными на рис. 20 и 21, получал токи при наложении концов мультипликатора отдельно вдоль цинкового и медного фронтов, Гельмгольц объясняет непостоянством электровозбу-

дительных сил (припомните, что шемы составлены из меди, цинка и серной кислоты, сочетания, дающего сильную поляризацию), развитые же им принципы имеют значение лишь при постоянстве этих сил.

Таким образом пала гипотеза Дюбуа, но с ее падением не уничтожилась, конечно, у современных физиологов мысль, до каких громадных результатов может дойти наша наука путем строгого физического метода. С целью укрепить в кругу моих почтенных слушателей эту мысль и была мною разобрана гипотеза Дюбуа.

VIII

Физиологическое значение мышечного и нервного токов

Сегодня мы займемся рассмотрением влияния некоторых физиологических условий на явления мышечного и нервного токов и таким образом дойдем до возможного определения их физиологического значения. Прежде всего напомню вам, что электрические явления замечены нами на органах, отделенных от тела, следовательно, на органах, может быть, мертвых или по крайней мере поставленных в условия, совершенно отличные от тех, при которых они находятся, когда связаны еще с телом. Ясно, что решение вопроса, не суть ли явления эти трупные, — есть дело первейшей важности. К счастью, решение это очень просто. Вы знаете, что в живом и целом организме мышцы и нервы раздражительны, т. е. первые способны сокращаться под влиянием очень разнообразных раздражителей (между прочим, электрического тока); вторые, при тех же условиях, способны вызывать в связанных с ними мышцах сокращение или производить в центральных нервных массах особого рода состояние, которое мы называем ощущением. Известно вам также, что раздражительность нервов и мышц остается у лягушек долго спустя по отделении этих частей от тела; мы же исследуем их тотча:

по отделении; следовательно, имеем дело с частями, сохранившими свои жизненные свойства. Доказать, впрочем, что электрические явления мышц и нервов не суть трупные, можно с противоположной стороны очень легко. Верный признак смерти всякого животного органа заключается в гниении его. Исследуйте гнилую мышцу или гнилой нерв на мультипликаторе — может быть, получатся отклонения стрелки; но отклонения эти будут, во-первых, очень слабы, во-вторых, в них не будет никакой определенной законности. Итак, вот первое физиологическое приобретение: электрические явления в рассмотренной нами форме есть принадлежность мышц свежих, негниющих. Из того, что явления эти долго остаются в мышцах и нервах, лишенных притока крови, следует, повидимому, что приток этот не нужен для произведения их. Такое заключение было бы, однако, поспешно; вспомните, что в ткани всякого органа есть всегда избыток питательного материала, который поддерживает в нем все физиологические свойства до тех пор, пока не израсходуется. У лягушки расход этот сравнительно с теплокровными животными очень незначителен, поэтому мышцы и нервы их по отделении от тела живут дольше, чем у последних. Но, может быть, токи в мышцах и нервах вызываются именно не притоком крови или актом отделения этих органов от тела? Ответить на эти вопросы я пока еще не могу, но они будут решены отрицательно, когда мы на живой, целой лягушке получим через ее кожу мышечные токи (см. IX лекцию). Итак, видите, дело идет на то, что электрические явления мышц и нервов суть продукты их жизни. Вопрос так важен, что требует подробного рассмотрения всех обстоятельств, связанных с ним. Проследим же с этой целью электрические явления мышц и нервов со времени отделения последних от тела до начала гниения и поставим рядом с этим изменения раздражительности тех же органов при тех же условиях. Подобные наблюдения лучше делать на мышцах и нервах теплокровных животных, потому что части эти скорее умирают. Впрочем и на лягуш-

ках смерть можно ускорить насилием. Опыты показывают, что вообще по отделении мышц и нервов от тела как токи их, так и раздражительность постепенно ослабевают, но первые далеко переживают вторую. Обстоятельство это очень печально: оно прерывает, повидимому, всякую каузальную связь между тем устройством мышцы и нерва, которым обусловливается их электродвигательная деятельность, и главным физиологическим свойством этих органов. Этот совершенный разрыв, однако, может быть только кажущийся, и вот пример, каким образом можно объяснить себе этот кажущийся разрыв: вообразите себе стенные часы связанными с двумя отдельными гальваническими батареями таким образом, что маятник, достигая крайних пределов своих размахов, замыкает и размыкает то ту, то другую батарею. Пусть в цепи первой находится чувствительный гальванометр, во второй проводящая проволока на одном месте свита в спираль, на нее надвинута другая (вторичная), и концы последней едва погружены в ртуть. При каждом качании маятника с одной стороны будет двигаться магнитная стрелка, с другой появляться искра; между тем по циферблату будет постоянно двигаться часовая стрелка. Снимите гирю, последнее движение на некоторое время еще останется, а колебаний магнита и искры уже не будет, потому что размахи маятника стали меньше. А ведь между этими тремя явлениями есть каузальная связь.

Итак, исчезание одного свойства, когда другое продолжает существовать, не есть еще признак отсутствия связи между ними. И мы в нашем случае имеем право думать так, потому что когда мышца и нерв действительно умирают, т. е. начинают разлагаться, то электрические свойства их тоже окончательно исчезают. Как ни проста развитая нами мысль, но многие не разумеют ее вполне и до сих пор. Токсикологи знают, например, несколько веществ, убивающих раздражительность или нервов или мышц, и удивляются постоянно, что вещества эти, повидимому, не действуют на электрические

свойства тех же самых органов,— говорю, повидимому, потому что в мультипликаторе мы не имеем, к сожалению, меряющего инструмента.

Исследуя далее изменения электрических свойств животных частей при их умирании, мы находим, что для мышцы и нерва перед началом их гниения всегда существует момент, когда все токи их, как в целых органах, так и в частях их, извращают свое направление. Для мышц этот момент совпадает с наступлением посмертного окоченения; в нерве же ощутительных материальных изменений при этом не замечается. Факт извращения тока имеет уже в настоящее время двоякую важность: в нем мы имеем верного предвестника наступающей смерти мышцы и нерва, потому что одно исчезание раздражительности, будучи часто явлением временным, например от усталости, не указывает еще на смерть; кроме того, из него мы убеждаемся, что организация мышцы и нерва, которою обусловливаются их электрические свойства, тонка и подвижна, по крайней мере подвижнее того форменного устройства этих органов, которое дает нам микроскопическое исследование. Изменения оптических свойств мышц и нервов по отделении их от тела, сколько до сих пор известно, очень незначительны и относятся исключительно к мышце. В ней дробление содержимого первичных волокон на продольные волоконца рассматривается некоторыми как результат свертывания мышечного фибрина; другие же принимают, что содержимое первичных волокон уже при жизни раздроблено на продольные фибры. Как бы то ни было, а продольная и даже поперечная рубчатость мышечных волокон видна резче на мышцах, уже отделенных несколько времени от тела, чем на совершенно свежих. Желательно было бы более глубокое изучение изменений оптических свойств рядом с изменениями электрических.

Итак, извращение токов в мышце и нерве есть начало смерти последних. Мы убеждаемся в этом, сверх сказанного, следующими опытами. Если мышцу или нерв давить, сильно

мять в пальцах и пробовать токи их на мультипликаторе, то отклонения стрелки, как видите, постоянно ослабевают и, наконец, при дальнейшем повторении тех же убивающих операций направление тока извращается. То же самое, если погрузить мышцу на несколько секунд в кипяток и потом, дав ей остыть с целью устранить возможность термических токов, положить на концы мультипликатора. Случается, что при последнем способе убивания мышцы внутренние слои ее остаются на вид не измененными, т. е. в них не происходит свертывания белочных растворов; тогда эти внутренние слои мышцы дают ток нормальный по направлению. Охлаждение животного тела по своему действию на электрические явления мышц и нервов относится сюда же, как показали исследования д-ра Шумовского, произведенные в нынешнем году и напечатанные в Медицинском вестнике «О парэлектрономических явлениях в мышцах и нервах». Поскольку, однако, влияние холода локализируется на сухих жилах мышц, влияние это представляет загадочное явление и вместе с тем имеет большое значение в определении роли, которую играет сухожилие в развитии токов, отведенных от него и продольной поверхности мышц. Об этой роли мы не сказали до сих пор еще ни слова: теперь я считаю время для этого удобным.

Итак, прошу извинить мне необходимое здесь отступление.

Вы видели на опыте, что сочетание продольной поверхности с сухожилием дает приблизительно столь же сильный ток, как сочетание первой с поперечным разрезом. Сама же по себе сухая жила, как вы помните, или вовсе не дает тока, или отклонения стрелки бывают слабы и лишены всякой видимой законности. На этих основаниях, равно как вследствие существующих анатомических воззрений на отношение между мышечным волокном и сухожильной фиброй, в которую она переходит, Дюбуа смотрит на сухую жилу, как на слой индифферентного проводника, покрывающий подлежащий попе-

речный разрез мышцы. Это-то воззрение на сухую жилу и делает загадочным действие на нее холода. Дюбуа нашел, что если здоровую, неповрежденную лягушку охлаждать более или менее долгое время при температурах ниже 0°, то движения животного из отрывистых, быстрых становятся ленивыми, медленными, как у черепахи; мышцы представляются переполненными кровью, в ткани их бывают иногда даже точечные кровоизлияния. Вместе с этим токи, отведенные от сухожилия или [от] естественного поперечного разреза, как называет его Дюбуа, продольной поверхности, или значительно ослабевают, или вовсе уничтожаются, или даже извращаются по направлению. При всех же других сочетаниях токи остаются нормальными. Исследуя эти явления далее, он нашел, что причина изменений тока лежит лишь в поверхностных слоях сухой жилы, потому что с удалением этого слоя (он назван Дюбуа парэлектрономическим) каким-нибудь способом, например соскабливанием, срезыванием, прижиганием (каленым железом, азотной кислотой, креозотом, азотнокислой окисью серебра и пр.), ток получает прежнюю силу и прежнее направление. Восстановление нормального тока при удалении парэлектрономического слоя и заставило Дюбуа принять, что под влиянием холода естественный поперечный разрез принимает сильно выраженное положительное электрическое напряжение, тогда как при нормальных условиях господствующее в нем напряжение имеет знак —. Однако чтобы объяснить извращение тока, этого было еще недостаточно: продольному разрезу нужно было придать нейтральное напряжение, не изменяющееся под действием холода *. Таким образом и явилось ничем непримиримое противоречие в воз-

* Подробное исследование Дюбуа о парэлектрономическом слое в мышцах явилось в прошлом году; следовательно, последнее, измененное против прежнего воззрение на электродвигательное устройство продольного разреза мышцы явилось значительно позднее его электромолекулярной гипотезы.

зрении на сухую жилу. Прежде она вовсе не имела электродвигательного значения, была лишь индифферентным проводником подлежащего поперечного разреза мышцы; теперь же является электродвигательным элементом, меняющим знаки своего напряжения. Исследования д-ра Шумовского не решили этого противоречия, но они показали по крайней мере, что, смотря по степени и продолжительности охлаждения, парэлектрономический слой проникает в толщу сухой жилы глубже и глубже, переходит потом на мясо и, наконец, при очень продолжительном охлаждении, занимает всю толщу мышцы. То же видел он и на нервах. Таким образом, исследования эти, поставив действие охлаждения в ряд других влияний, убивающих нерв и мышцу, доказали, что парэлектрономический слой есть не что иное, как слой умерших поверхностных частиц мышцы и нерва, следовательно, частный случай умирания этих органов.

Вот физиологическое значение повсеместного извращения токов в мышцах и нервах. Если смотреть на него с точки зрения старой электромолекулярной гипотезы, то явление это обусловливается переворачиванием каждого молекула на 180° около осей, перпендикулярных к какому-нибудь продольному разрезу мышцы и нерва. Такое расположение молекулов назвал некогда Дюбуа отрицательно-периполярным.

Влияние болезненных условий на электродвигательные свойства нервов и мышц еще не определено. Относительно лягушек известно только, что весною и осенью, когда мышцы их и нервы отличаются наибольшею раздражительностью, электрические явления этих органов представляют также наибольшую напряженность. Напротив, летом и особенно зимою, у лягушек, содержащихся в неволе, голодающих, оба свойства нервов и мышц значительно ослабевают. В этом лежит, конечно, новое доказательство связи между электродвигательной и физиологической деятельностью животных частей.

Говорить теперь о влиянии других деятелей на явления мышечного и нервного токов, например наркотических ядов,

различных газов и пр., считаю излишним, потому что этого рода исследования до сих пор ничего не прибавили к нашим физиологическим воззрениям на электрические явления мышц и нервов. Полезнее будет резюмировать, в заключение настоящей лекции, все в ней сказанное и определить точку зрения, с которой следует смотреть в нашей науке на учение об электродвигательной деятельности мышц и нервов в изложенном уже теперь объеме. Вам известно, что в способности мышцы сокращаться под влиянием разнообразных условий, действующих на нее прямо или через посредство органически связанного с нею нерва, резюмируется вся ее физиологическая деятельность, выражается, так сказать, весь ее физиологический характер. Главная задача мышечной физиологии сводится, следовательно, на изучение сущности мышечного сокращения. Из физиологии нервных отправлений вам, с другой стороны, известно, что, несмотря на большое разнообразие эффектов, которыми выражается деятельность отдельных нервов (движущих, отделительных, чувствующих — зрительного, слухового и пр.), возбужденное состояние самого нерва в сущности для всех одинаково и разнообразие его проявлений лежит лишь в различии устройства центрального или периферического аппаратов, с которыми нерв органически связан. Изучение сущности нервного возбуждения имеет, следовательно, в нервной физиологии то же значение, как акт мышечного сокращения в мышечной. Какие же пути для изучения этих актов? Конечно, определение всевозможных физических и химических свойств мышцы и нерва в их покойном состоянии и определение изменений этих свойств, когда мышцы и нерв от покоя переходят к деятельности. Изучение явлений при первом условии имеет характер анатомического анализа: им достигается, в самом счастливом случае, не больше, как познание механических деталей в устройстве частей; познание же общей мысли, общего механического плана, лежащего в основе этого устройства, дается лишь изучением части во время ее деятельности. До сих пор мы изучали мышцу и нерв во время покоя

их; следовательно, найденные нами факты можно поставить, по значению своему, рядом с теми, которые открывает нам, например, микроскоп. И посмотрите, какой страшный перевес имеют первые перед последними относительно главной задачи исследования, т. е. определения устройства мышцы и нерва, которыми объяснялась бы их физиологическая деятельность. Микроскоп дал здесь до сих пор формы очень неподвижные, не изменяющиеся даже при таких резких переменах, как переход мышцы и нерва от жизни к смерти; между его показаниями и физиологической деятельностью органов лежит до сих пор непроходимая бездна. Вы видели, напротив, что путем электрического исследования мы дошли до форм подвижных, которых связь с физиологической деятельностью достаточно выяснилась уже теперь и выяснится еще больше впоследствии, когда мы будем изучать мышцу и нерв в деятельном состоянии. С подвижностью формы мы получили некоторым образом намеки на то, каким образом происходит передвижение возбуждения вдоль по нерву. Несмотря на падение электромолекулярной гипотезы Дюбуа, можно смело сказать, что электрические явления привели нас к молекулярному устройству мышцы и нерва; за это говорит, между прочим, уже и то обстоятельство, что оба органа, столь различные по внешнему виду, представляют тождество в электродинамическом отношении: это то же самое, что, например, тождество сажи с алмазом со стороны их химического состава, несмотря на огромную разницу внешних качеств. Исследования мышцы и нерва в других направлениях, например со стороны химических свойств, плотности, упругости и пр., дали для нашей главной цели еще чрезвычайно мало; и потому путь электрического исследования этих органов считается еще совершенно справедливо главнейшим, если не исключительным, для разработки вопросов о сущности нервного возбуждения и мышечного сокращения.

IX

Электродинамические явления кожи у лягушки и человека.— Мышечные токи от целых конечностей лягушки, покрытых кожей. — Понятие о мышечной и нервной раздражительности.— Электрический ток как мышечный и нервный раздражитель.— Первое условие перехода двигательного нерва от покоя к деятельности под влиянием электрического тока

Разбирая прошлый раз органические условия электродинамических явлений мышц и нервов, мы обошли молчанием — и, как увидите, не без основания — вопрос о том, имеют ли место мышечный и нервный токи в теле живом и нисколько не поврежденном? A priori ответ здесь, конечно, должен быть утвердительный, ибо мы видели, что токи мышц и нервов идут до некоторой степени рука об руку с главнейшим физиологическим свойством этих органов, их раздражительностью, а последняя, как известно, присуща нервам и мышцам и в живом, неповрежденном теле. Тем не менее, оставаясь верными общему принципу естественных наук, не допускающему выводов a priori, мы постараемся доказать существование токов и при этих условиях. Об исследовании отдельных мышц, а тем более нервов, нечего здесь и думать; мы должны действовать или над целым телом лягушки, покрытым кожей, или над одною из ее конечностей, лучше всего заднею. Если получится ток, то он будет иметь значение лягушечьего тока Нобили, т. е. результирующего из мышечных; и, конечно, этого будет уже достаточно, чтобы принять и существование нервного, определение которого отдельно от мышечных в неповрежденном теле решительно невозможно, по причине глубокого положения нервов между мышцами. Итак, стоит только один конец мультипликатора сообщить с верхней частью нижней конечности, а другой с лапкой. Самая удобная форма опыта следующая: стаканы мультипликатора (рис. 26) соединяются посредством бумажных перемычек *aa* с двумя новыми стаканами *bb*, наполненными тою же жидкостью, что

и первые. В один из новых стаканов погружается лапка лягушки, утвержденной неподвижно на рамке приличной формы, в другой же опускается толстый ремень из сложенных друг с другом бумажных полосок, охватывающий верхнюю часть задней конечности. Таким образом, жидкость в главных сосудах мультипликатора не грязнится и, следовательно, не страдает однородность его концов. Ток, как видите, при этом получается; но он не всегда имеет одно и то же направление, тогда как лягушечий ток Нобили идет по телу лягушки всегда от лапок кверху, а по дуге мультипликатора наоборот. Итак, мы имеем дело здесь не с мышечным током, и, конечно, всего естественнее думать, что электродвигатель, вызывающий полученное нами явление, или по крайней мере затемняющий явления мышечного тока, есть кожа. Это в самом деле так. Если вырезать у живой лягушки кусок кожи, положить его на стеклянную пластинку таким образом, чтобы внешняя поверхность кожи оставалась свободной, и прикоснуться к двум точкам последней концами мультипликатора, снабженными прибавочными подушками, то всегда получается ток, имеющий переменное направление. Исследуя явление подробнее, нетрудно заметить, что тока вовсе не существует или он чрезвычайно слаб, если прикасание концов мультипликатора к коже произошло одновременно; напротив, отклонение тем сильнее, чем больше времени протекло между приложением каждого из них отдельно. Ток идет по коже всегда от точки, где соприкосновение произошло позднее; отклонение непостоянно, с течением времени уменьшается и наконец минуты через 2—3 совершенно исчезает. Когда между двумя точками кожи тока уже нет, то новое прикладывание концов мультипликатора к этим точкам оставляет стрелку в покое. Сумма изложенных фактов замечена была Дюбуа при помощи его мультипликатора с концами старого устройства, т. е. пла-

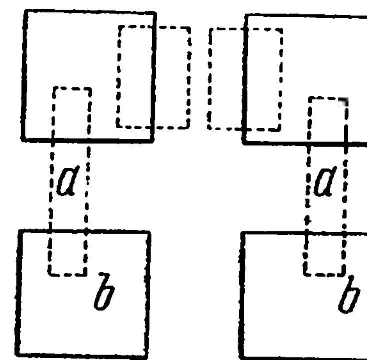


Рис. 26

тиной и насыщенным раствором поваренной соли. Объяснил их он предположением, что электродвигательная сила родится здесь на границе соприкосновения кожи с подушкой мультипликатора, пропитанной соляным раствором, и действует в направлении от последней к первой. По мере пропитывания кожи соляным раствором электровозбудительная сила должна ослабевать; следовательно, в двух точках, смоченных неодновременно, перевес электровозбудительной силы остается на стороне той, где смачивание произошло позднее. Опыт подтвердил это предположение: две точки внешней поверхности кожи, оставленные под влиянием соляного раствора минуты две, три, не дают тока и при неодновременном соприкасании их с подушками мультипликатора. Этот же факт дает нам в руки средство элиминировать электродвигательные свойства кожи из наших опытов с мышечными токами необнаженных конечностей. Если в самом деле концы мультипликатора старого устройства сообщить с задней конечностью лягушки в форме, описанной выше, то стоит только соединить главные стаканы замыкательною подушкою, т. е. вывести мультипликатор из цепи и подождать минуты две, три, тогда электродвигательная деятельность кожи уничтожается и по снятии замыкательной подушки стрелка показывает существование мышечного тока. Вы, в самом деле, видите, что, судя по отклонению стрелки, он имеет то самое направление, какое должно быть для лягушечьего тока Нобили. Единственное различие здесь в степени отклонения: когда конечность покрыта кожей — оно менее; и это понятно, потому что в последнем случае кожа представляет побочное замыкание для мышечного тока, относительно части его, действующей на стрелку, чего нет, когда кожа снята *. Распро-

* Если бы после сказанного родилась у кого, паче чаяния, мысль о том, что, может быть, и мышцах и в нервах ток родится на границе их соприкасания с подстилкой, которая во всяком случае пропитывается соляным раствором, пусть тот припомнит, что там токи имеют одинаковую силу и направление как при одновременном, так и при неодновременном соприкасании частей с концами мультипликатора.

страняться далее об электродинамических явлениях лягушечьей кожи считаю излишним, потому что учение об этих явлениях едва начинается *. На этом же основании не буду говорить и об электрических свойствах человеческой кожи — вопросе, затронутом Дюбуа в его последней книжке (Untersuchungen über thierische Elektricität, 1848), вышедшей в прошлом году. Скажу только, что у человека элиминировать из опытов электродвигательную способность кожи, подобно тому, как это сделано на лягушке, не удалось, и потому покоющегося мышечного тока у человека наблюдать до сих пор нельзя. Из лекции XVII вы, однако, узнаете косвенное средство доказать существование его и в нашем теле.

Этим я оканчиваю первую половину нашей главной задачи и перехожу теперь к изучению нервов и мышц в их деятельном состоянии, или, говоря определеннее, к учению о раздражительности мышц и нервов в связи с изменениями их электродинамических свойств. В этом отделе мы выберем прежде всего раздражителя, потом определим условия перехода мышц и нервов от покоя к деятельности, наконец, будем разбирать изменения электрических свойств и раздражительности мышц и нервов при том же условии. Исторического обзора этого учения, чрезвычайно богатого литературой, делать мы не будем, потому что это завело бы нас слишком далеко, не принося никакой существенной пользы нашему воззрению на предмет.

Понятия о мышечной и нервной раздражительности установились в физиологии лишь в последнее время. До сих пор

* Здесь я разумею, кроме новейших исследований Дюбуа, и наблюдения Будге над электрическими явлениями кусков лягушечьей кожи, свернутых в трубки. Эти наблюдения указывают на существование тока между продольной поверхностью кожи и ее поперечным разрезом. Существование же токов между точками продольной поверхности этого свертка в той форме, как они являются на нерве и мышце, невозможно, на основании сказанного выше. Будге тем не менее упирает на это сходство. Во всяком случае, изучение кожных токов есть задаток для дальнейшего развития вопроса об электромолекулярном устройстве нерва.

под именем первой разумелась способность мышцы сокращаться под влиянием многоразличных условий, действующих на нее прямо или через посредство связанного с нею нерва. Нервною же раздражительностью называлась способность нерва *при тех же условиях* вызывать различные состояния в связанных с ним периферических и центральных аппаратах — сокращение в мышцах и различные ощущения в центральных частях нервной системы. В этом определении мышца рассматривалась in concreto, не обращалось внимания на то, что она заключает в себе, кроме мышечной, раздражительную нервную ткань, на присутствие которой могла быть сведена деятельность мышцы. Поэтому и все результаты исследования о мышечной деятельности относятся не собственно к мышечной ткани, а к целой мышце, т. е. к сочетанию мышечной ткани с нервной. В этом смысле и мы будем всегда разуметь мышцу, пока не научимся отделять физиологически деятельность распространенных в ней нервов от деятельности собственно мышечной субстанции.

Выражением и даже мерилом возбужденного состояния мышцы и движущего нерва может служить величина мышечного сокращения. Для чувствующих же нервов, смотря по различию их концевых аппаратов, выражения эти, т. е. ощущения, могут быть весьма различны; притом они недоступны объективному исследованию и подлежат в очень ограниченной степени измерению. Поэтому неудивительно, что учение о нервной деятельности основано почти исключительно на явлениях, представляемых движущим нервом. Недостаток этот, к счастью, не очень важен, потому что вам, конечно, известны из физиологии те многочисленные факты, на основании которых наша наука давно уже признает, что сущность возбужденного состояния всякого нерва, т. е. и движущего и чувствующего, несмотря на различие его проявлений, одинакова. Вскоре мы убедимся, что это положение не абсолютно верно, но вместе с тем вы увидите, что разница между возбуждением движущего и чувствующего нервов в самом деле очень незначительна.

Итак, главным объектом при исследовании нервной деятельности будет по необходимости и у нас движущий мышечно-нервный аппарат, т. е. сочетание мышцы с ее нервом, например ischiadicus лягушки с его мышцами.

Что касается раздражителя, то мы имеем для выбора его огромный ряд физических и химических деятелей, приводящих мышцу и нерв в возбужденное состояние. На том основании, что сущность последнего остается одинакова, каким бы деятелем возбуждение мышцы и нерва ни было вызвано (наглядные доказательства этому общеизвестны и находятся в любом учебнике физиологии), мы имеем право выбрать из многочисленного ряда раздражителей какой-нибудь один, который для нас удобнее. Мы и выбираем предпочтительно перед всеми прочими электрический ток в его различных формах. Выгоды этого деятеля, как раздражителя мышц и нервов, заключаются в том, что сила его в нашей власти, т. е. может быть изменяема по произволу и притом каждый раз измерена; кроме того, электрический ток, будучи между всеми мышечными и нервными раздражителями одним из самых могучих, если не самым могучим, не разрушает, подобно другим, животных частей, следовательно, действие его на животные ткани может быть изучаемо в продолжение более или менее долгого времени.

Избрав, таким образом, движущий мышечно-нервный аппарат объектом, над которым будут производиться опыты, а электрический ток раздражителем, приступаю теперь к определению условий перехода мышц и нервов от покоя к деятельности при действии на них электрическим током. Начнем с нерва.

Вы уже знаете из первой лекции, где говорится о мышечном сокращении при наложении на нерв дуги из разнородных металлов (см. рис. 1), что если электрический ток проходит между двумя точками по длине нерва, то при начале этого прохождения — при замкнутии цепи нервом — и при конце его — при разомкнутии цепи — мышца содрогается;

во все же время, пока ток проходит по нерву, цепь остается замкнутой — мышца покойна. Прикладывая к двум точкам по длине нерва электроды даниэлевского элемента, получаем, как видите, то же самое. Итак, движущий нерв возбуждается началом действия на него электрического тока и концом этого действия. Результат на первый взгляд очень странный, находящий объяснение разве в известной поговорке, что крайности сходятся. Однако наука давно помирила эти крайности. Я приведу вам два очень старых опыта, решающих дело. Один из них принадлежит Марианини, другой Риттеру. Вот несколько измененная форма первого: в два стеклянных стакана, снабженных такими же подушками, как концы мультипликатора, и наполненных раствором цинкового купороса, погружены цинковые концы электродов даниэлевской пары; на подушках с белочными подстилками лежит двумя точками нерв, связанный с мышцами; по части нерва между этими точками проходит, следовательно, электрический ток. Цепь замкнута нервом и мышца в покое. В оба стакана я погружаю концы дуги из цинковой палочки. Вы видите — мышца вздрогнула. Дуга лежит в стаканах — мышца снова покойна. Вынимаю дугу — мышца опять сокращается. Смысл опыта следующий: когда в стаканы погружена металлическая дуга, то электрическому току является путь из одного стакана в другой уже не по одному нерву, как было прежде, а вместе с ним и по металлической дуге. Ясно, что густота тока, шедшего по нерву, в этот момент быстро ослабевает — претерпевает быстрое колебание в отрицательную сторону. Когда же дуга раз опущена, то по нерву идет в каждую единицу времени ток приблизительно одинаковой густоты. Последнего условия снова не существует в момент вынимания дуги из стакана. Здесь, наоборот, густота тока, идущего по нерву, претерпевает быстрое колебание в положительную сторону. Опыт Риттера, подтверждая результаты Марианини, открывает, сверх того, новые стороны явления. У него в цепь даниэлевского элемента, состоящую из медной проволоки и

замкнутую нервом движущего аппарата, введено препятствие, которое может быть по произволу увеличено и уменьшено. Для этого конец проволоки, идущей, например, от медного полюса гальванической пары, он вводит через пробку в длинную, стеклянную трубку, наполненную водяным раствором медного купороса, доводит проволоку примерно до $1/4$ длины всей трубки и укрепляет ее в пробке неподвижно. С другой стороны в ту же трубку он вводит другую половину проволоки, идущей от медного полюса, но оставляет ее подвижной в пробке, так что она может быть быстро выдвинута почти вон из трубки или вдвинута в полость последней до соприкасания с концом первой неподвижной проволоки. При всяком быстром и значительном вытягивании (если концы проволок не касались между собою металлически) подвижной проволоки из трубки, равно как при быстром и значительном вдвигании ее в полость последней, получается, как видите, мышечное сокращение. Если же вытягивание и вдвигание, оставаясь столь же значительными по величине, производятся медленно, то сокращения не бывает. Смысл явлений здесь ясен: при значительном вытягивании проволоки увеличивается слой жидкости между концами металлического проводника — увеличивается величина препятствия в цепи, следовательно густота тока, идущего по нерву, падает. При обратном действии последняя величина, наоборот, возрастает. Сокращение же мышцы получается лишь под условием, если колебания эти совершаются быстро.

Опыты Марианини и Риттера примиряют, как я уже сказал, крайности явлений мышечного сокращения от замыкания и размыкания тока. Что такое, в самом деле, начало прохождения электрического тока по нерву, и что такое конец его? Первое есть не что иное, как колебание густоты тока в нерве от 0 до определенной величины; второе — колебание от этой величины до 0. Сродство между обоими актами неоспоримо — в обоих случаях они представляют колебание. Но из опыта Риттера вы могли заметить, что сокращение мышцы

происходит не только в случаях, когда колебание густоты тока начинается или оканчивается нулем, оно имеет место и тогда, если колебание это начиналось и кончилось известной высотой, лишь бы колебание происходило быстро. И потому ряд описанных здесь явлений можно привести к следующей общей формуле: движущий нерв возбуждается всяким быстрым колебанием густоты проходящего через него электрического тока. Материалы для этой формулы существовали, как видите, давно; но самая формула высказана была впервые Дюбуа-Реймоном.

X

Дальнейшее развитие первого условия возбуждения нерва электрическим током. — Столбняк мышцы от действия на нерв постоянным электрическим током. — Электрическое возбуждение чувствительных нервов. — Второе условие возбуждения движущих

Прошлый раз вы познакомились с первым условием перехода нерва от покоя к деятельности при действии на него электрическим током. Условие это было формулировано так: движущий нерв возбуждается всяким быстрым колебанием силы или густоты проходящего через него электрического тока. Вглядываясь в эту формулу, нетрудно заметить, что в нее входят три различных фактора: сила или густота тока, величина и быстрота колебания его. Теперь естественным образом является вопрос, зависит ли степень нервного возбуждения, измеряемая величиною мышечного сокращения, преимущественно от силы тока при прочих равных условиях, или от быстроты колебания ее, или наконец от глубины колебаний. Опыты Дюбуа относительно первого вопроса показали следующее: когда сила тока, начинаясь очень малыми величинами, постепенно возрастает, то при прочих равных условиях (т. е. одинаковой быстроте и глубине колебаний) растет вместе с этим и величина мышечных сокраще-

ний; но последняя достигает, наконец, своего maximum, и тогда, конечно, дальнейшее усиление тока остается без влияния, ибо мышца, по своей организации, дальше известного предела сокращаться не может. Вот наипростейшая форма опыта, не совсем строгая *, но могущая ясно доказать сказанное: в цепь двух или трех даниэлевских элементов, замкнутую нервом движущего аппарата, введено то же изменчивое по величине препятствие (реостат), какое описано прошлый раз в опыте Риттера; сверх того, медная проволока (проводник) в одном месте прервана и оба конца ее погружены в чашечку со ртутью. Вынимание одного конца проволоки из этой чашечки производит размыкание цепи, погружение — замкнутие ее. В начале опыта подвижная проволока реостата выдвигается как можно больше вон из трубки (от этого увеличивается слой жидкости между концами проволоки — увеличивается препятствие в цепи, следовательно сила тока, проходящего по нерву, делается слабой); при этом условии сокращение мышц от замыкания и размыкания тока едва заметно; по мере же вдвигания проволоки в трубку она постепенно возрастает и достигает maximum, когда в реостате концы проволок сошлись друг с другом. Дальнейшего усиления тока можно достигнуть увеличением числа элементов. С целью же убедиться в том, что усиление тока увеличивает мышечное сокращение лишь до известного предела, мышцу связывают с особым инструментом, измеряющим величину мышечного сокращения и известным под именем миографа. Описание последнего на этом месте отвлекло бы нас слишком далеко от предмета, и потому я отложу его до более удобного случая. Каждому из вас было бы, конечно, интересно знать, какой силе тока, приложенного к нерву, соответствует maximum

* Ей недостает инструмента, которым достигается всегда одинаковое по быстроте замыкание и размыкание тока, и другого для измерения величины мышечного сокращения; но опыт этот не так тонок, чтобы нуждаться в тонкости выполнения.

мышечного сокращения. К сожалению, ответить на этот вопрос нельзя: не говоря уже о громадных экспериментальных трудностях для решения его относительно одного нерва — трудностях, которых вы теперь и не предчувствуете — вопрос этот не может быть решен уже потому, что искомая величина изменяется от одного неделимого к другому, принадлежащих к одному виду, если они исследуются и при совершенно тождественных условиях; колеблется для одного и того же неделимого в различные времена года, наконец, не остается постоянной даже для одного и того же нерва, если он исследуется различное время спустя по отделении от тела. На этих основаниях я думаю, что едва ли увенчается успехом и начатая в последнее время Гарлессом попытка найти меру восприимчивости нерва к электрическому току, т. е. определить ту силу последнего, при которой нервное волокно начинает приходить в возбуждение.

Что касается влияния на величину мышечного сокращения второго фактора, т. е. быстроты колебания, то вы видели уже в опыте Риттера решение этого вопроса. Из него всякий, конечно, мог убедиться, что чем быстрее колебание, тем при прочих равных условиях сокращение мышцы значительнее. Тем не менее опытов, которые бы решали, первый ли или второй фактор влияет сильнее на величину мышечного сокращения, еще нет; да они, при громадных трудностях экспериментального выполнения задачи, едва ли и возможны. То же должно сказать и относительно опытов с влиянием третьего фактора на величину нервного возбуждения, т. е. глубины колебания тока, когда все прочие условия равны.

Надеюсь, вы убедились собственными глазами на приведенных вам опытах, что все до сих пор сказанное относительно первого условия возбуждения движущего нерва электрическим током совершенно справедливо. В недавнее время явились, однако, исследования Пфлюгера, которые показали, что положение, формулирующее первое условие возбуждения нерва, верно только в большинстве случаев, но не абсолютно. Владея

средствами уничтожать поляризацию на границах соприкосновения электродов с животными частями и действуя, таким образом, токами, действительно постоянными, чего не было у Дюбуа в его опытах *, Пфлюгер доказал, что для каждого движущего нерва существует такая сила тока, при которой последний, проходя по нерву, возбуждает его не только в момент замыкания и размыкания цепи, но и во все время, пока цепь замкнута, так что мышца приходит не в мгновенное сокращение, а в продолжительное, которое мы назовем мышечным столбняком. Исследуя явление дальше, тот же ученый нашел, что такого рода продолжительное сокращение, начинаясь приблизительно при силах тока, равных мышечному, отведенному от поперечного разреза и продольной поверхности органа (здесь он судил, конечно, по величине постоянного отклонения магнитной стрелки, производимого обоими токами на мультипликаторе Дюбуа), усиливается с постепенным возрастанием силы тока, но очень скоро исчезает, так что при дальнейшем усилении последнего получается то, что наблюдается обыкновенно, т. е. мгновенные сокращения мышцы при замыкании и размыкании цепи. Если же сила постоянного тока делается сравнительно очень значительной, например, в цепи находится до 20 больших элементов Даниэля, то мышца снова приходит в столбняк. Между обоими столбняками в генетическом отношении, однако, большая разница: тот, утомляя лишь несколько нерв, т. е. притупляя его восприимчивость к электрическому току, не убивает органа: опыт над одним и тем же нервом можно повторить с различными силами тока много раз. Здесь же нерв электро-

* Дюбуа при раздражении мышц и нервов употреблял металлические концы электродов и прикладывал непосредственно к животным частям. Ток, проходя по последним, электролизировал пропитывающие их жидкости; электролиты собирались на электродах — отсюда поляризация и непостоянство тока, тем более сильные, что платина, из которой он обыкновенно делал концы электродов, как электроотрицательный материал, дает вообще очень сильную поляризацию.

лизируется и умирает, так что последний столбняк можно сравнить, например, с продолжительным сокращением мышцы от постепенного механического раздавливания нерва на большом протяжении.

Теперь я опишу вам самую простую и удобную форму электродов, не дающих поляризации, — не ту, которую употреблял Пфлюгер (она гораздо сложнее), и произведу на ваших

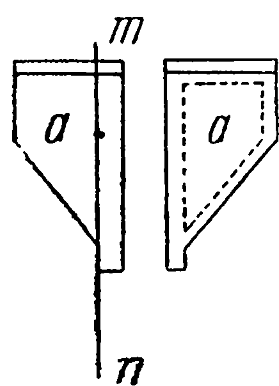


Рис. 27

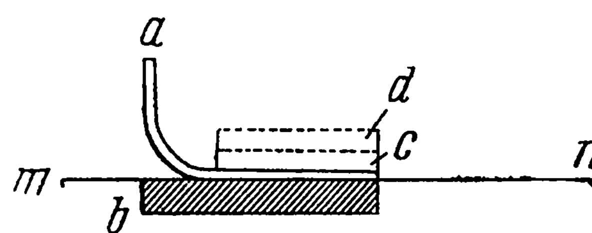


Рис. 28

глазах мышечный столбняк постоянным током. Медные приводы батареи соединяются посредством приличных клещей с двумя амальгамированными цинковыми пластинками *aa*, укрепленными неподвижно на двух отдельных стеклышках *bb* и имеющими в плане форму, показанную на рис. 27, а в профиле форму на рис. 28. В последнем же чертеже показано, что поверх цинковых пластинок лежат еще два слоя *c* и *d*. Первый есть бумажная подушка, имеющая форму цинковой пластинки, пропитанная водным раствором цинкового купороса; а слой сверх нее есть белочная подстилка, на которую кладется нерв. Эти концы электродов, как видите, то же самое, что известные вам цинковые концы мультипликатора с их бумажными подушками. Как однородны, следовательно, те, так и эти; как те не дают поляризации, так и наши электроды. Чтобы ограничить место касания нерва с поверхностью электродов одними внутренними краями белочных подстилок, на свободную поверхность последних следует класть тонкие стеклышки (на рис. 27, на правом конце электродов, стеклышко обозначено точечными линиями). Эту форму электродов, спо-

собную ко многим модификациям, я смело рекомендую даже для самых тонких опытов.

Чтобы произвести мышечный столбняк Пфлюгера, я беру самую постоянную гальваническую пару — элемент Грове с дымящейся азотной кислотой. Приводы его свинчиваю с цинковыми концами и кладу на белочные пластинки нерв движущего аппарата. В цепь ввожу, сверх того, известный вам риттеровский реостат. Подвижная проволока последнего выдвинута в начале опыта настолько, что при замыкании цепи нет мышечного сокращения. Начинаю вдвигать проволоку внутрь трубки очень медленно. При этом условии колебание густоты тока так медленно, что произвести сокращения не может, а между тем вы видите, что мышца пришла, наконец, в столбняк.

После этого формулу первого условия возбуждения нерва электрическим током следует, конечно, изменить таким образом: в большинстве случаев движущий нерв возбуждается лишь быстрым колебанием тока, но существует и такая сила последного, при которой нерв возбужден и во все время, пока цепь замкнута.

Посмотрим теперь, как относится к электрическому току чувствующий нерв. Вы помните знаменитый опыт Вольты с возбуждением вкусовых ощущений при наложении на язык дуги из разнородных металлов, т. е. при действии на него постоянным электрическим током. Ощущение продолжается здесь все время, пока цепь замкнута языком, какой бы силы ток ни употреблялся (разумеется, если взять очень сильный, то рядом с вкусовым ощущением является чувство боли, затемняющее первое), и лишь усиливается при замыкании и размыкании его. Всякий, делавший эти опыты на себе, знает, конечно, что двум концам электродов, лежащим на языке, соответствуют различные ощущения: их единогласно называют кислым и щелочным. Первое выражено значительно сильнее второго и соответствует положительному полюсу батареи. Судя по характеру и месту ощущений, можно думать, что в опыте Вольты вкусовые ощущения

не суть непосредственные следствия возбужденного состояния нерва, а происходят от действия на волокна его продуктов электрического разложения жидкости, смачивающей язык. Этим, конечно, объяснялось бы постоянство ощущения при замкнутом состоянии цепи и устранялось бы различие в возбуждении движущего и чувствующего нерва электрическим током; но, во-первых, до сих пор не доказано еще никем, что вкусовые ощущения в опыте Вольты суть единственно результаты электролиза и непосредственное возбуждение нерва электрическим током не играет в них никакой роли; во-вторых, на других чувствующих нервах, где электролиз не имеет никакого значения в ощущении, возбуждение, однако, имеет тот же характер, как и при раздражении вкусового нерва. Так бывает при действии электрическим током на чувствующие нервы кожи и на зрительный. Чтобы возбудить первые, концами электродов могут остаться медные проволоки; но ток нужно брать сильный — больших элементов Даниэля штук 5 или 6. Чувство боли продолжается все время, пока по коже идет ток. Оптический нерв требует для своего возбуждения менее сильного тока (2—3 элемента Даниэля). Концы электродов следует делать из морской губки, навязанной на приводы батареи, и прикладывать их смоченными водою или каким-нибудь индифферентным соляным раствором: один к опущенному на глаз верхнему веку, другой где-нибудь поблизости на лице или с боку шеи*.

* При такой форме концов электродов ток входит и выходит из кожи через всю поверхность ее соприкасания с губкой. Через это густота тока в каждой отдельной точке кожи становится, конечно, меньше, чем в случаях, когда к ней приложен конец проводящей проволоки. Чувствующие нервы кожи раздражаются, следовательно, при прочих равных условиях слабее. Смачивание же губок соляными растворами имеет целью уменьшить в них самих и в коже, которая ими смачивается, величину препятствия электрическому току. Эту форму электродов употребляют во всех случаях, когда, действуя через кожу на подлежащие части, хотят по возможности ослабить влияние тока на чувствующие нервы общих покровов.

При таком положении электродов ток проходит, строго говоря, по всему телу, но действие его ощутительно лишь в частях, близких к месту положения этих электродов. Световое ощущение в закрытом глазу держится все время, пока ток замкнут, и усиливается при начале и конце его. Электрическое возбуждение слухового и обонятельного нервов неясно, чтобы говорить о нем. Но и приведенных опытов, конечно, достаточно для решения нашего вопроса. Из них всякий видит, что разница между движущим и чувствующим нервами относительно их возбуждения электрическим током только количественная: первый возбуждается постоянно при замкнутом состоянии цепи лишь токами очень слабыми, тогда как постоянное возбуждение второго имеет место при всяких силах раздражителя. К замыканию же и размыканию тока оба рода нервов относятся одинаково. Что касается влияния силы тока на степень возбуждения чувствующего нерва, то здесь повторяется в общих чертах все сказанное для движущего, с тем только различием, что мы, имея возможность измерять степень ощущения лишь в очень ограниченных размерах, не в состоянии определить, существует ли предел усилению ощущения с усилением раздражения. На этом же основании невозможно определить и влияния глубины и быстроты колебания электрического тока на степень возбуждения чувствующего нерва.

Теперь, когда мы умеем приводить движущий нерв в деятельное состояние, посмотрим, не существует ли таких условий, при которых он электрическим током вовсе не возбуждается. Во всех произведенных до сих пор опытах вы, конечно, заметили, что электроды прикладывались к двум точкам нерва по длине его оси. Посмотрим, что будет, если мы дадим электрическому току направление, перпендикулярное к продольной оси нерва. По малости поперечника этого органа, непосредственное приложение электродов к бокам его было бы затруднительно, поэтому мы положим под нерв (или поверх его) движущего аппарата, лежащего на стеклянной пластинке,

нитку, смоченную водой или яичным белком, в направлении, перпендикулярном к продольной оси нерва, и поместим концы электродов по обе стороны последнего на эту нитку. В месте перекрещивания нитки с нервом электрический ток, идя по первой, дает ветвь и во второй, которая, конечно, проходит через нерв перпендикулярно к его оси. Замыкаю цепь, и вы видите — сокращения нет. Если усилить, однако, ток значительно, например взять вместо одного три элемента, и поместить электроды на нитке как можно ближе к нерву, то сокращение всегда будет; и потому можно думать, что результат первого опыта лежит лишь в значительном ослаблении тока, оттого что он должен проходить через тонкую нитку, смоченную водой, которая представляет, как известно, большое препятствие. Есть, однако, очень простое средство убедиться, что дело здесь не в том. Заметьте при перпендикулярном положении нитки к нерву то расстояние между электродами, при котором перестает являться мышечное сокращение; передвиньте нитку так, чтобы она делала с нервом более или менее острый угол, и приложите к ней электроды на величину замеченного вами расстояния — сокращение, наверное, будет, но не столь сильное, как в том случае, когда нитка касается по длине с нервом и вы приложите к ней электроды с тем же взаимным расстоянием при этом условии. Ясно, что мышечное сокращение при перпендикулярном положении нитки к нерву произошло у нас оттого, что употребленный ток, будучи очень силен, дал ветви по длине нерва настолько сильные (рис. 29), чтобы возбудить его. Итак, электрический ток, проходя по нерву перпендикулярно к продольной оси органа, не возбуждает его;

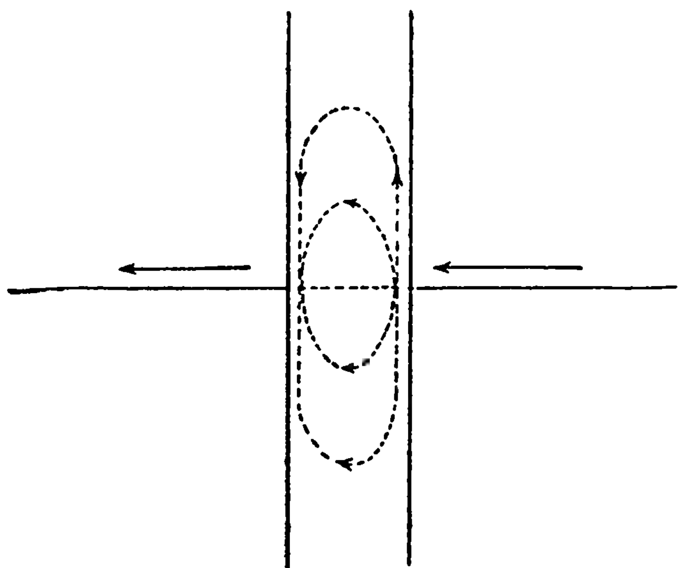


Рис. 29

проходя под острым углом, возбуждает, но слабее, чем в случае, если проходит по длине самой оси. Обстоятельство это не лишено значения и будет, конечно, играть роль в наших будущих воззрениях на устройство нерва. Его можно, например, сравнить с тем, когда бы вы, не имея ни малейшего понятия об устройстве телеги, вдруг открыли, что она двигается только при толчках, совпадающих более или менее с направлением ее оглобель, а от поперечных к этому направлению не двигается с места. Теперь же факт этот составляет для нас пока не более, как второе условие возбуждения нерва электрическим током. Оно гласит так: движущий нерв возбуждается электрическим током лишь при условии, если направление последнего не перпендикулярно к продольной оси первого.

Над чувствующими нервами подобных опытов делано не было.

XI

Влияние на степень возбуждения нерва места приложения электродов по длине его и величины межполюсного пространства. — Влияние направления тока на возбуждение движущего и зрительного нервов. — Однополюсное сокращение

Сегодня я обращаюсь к условиям, при которых движущий нерв возбуждается электрическим током более или менее. Их два: место приложения электродов по длине нерва, когда расстояние между ними постоянно, и величина межполюсного пространства (мы всегда будем называть так расстояние между электродами, приложенными к нерву). Для большей простоты опытов мы будем употреблять здесь индукционный ток вторичной спирали, получаемый замыканием или размыканием первичной цепи. Так как в двух сравниваемых между собою опытах должно ожидать разницы в степени возбужде-

ния нерва, измеряемой величиною мышечного сокращения, то лучше всего действовать токами очень слабыми, при которых вздрагивание мышцы едва заметно. Тогда при разнице степеней возбуждения нерва в одном опыте получается слабое мышечное сокращение, в другом же оно будет ясно выражено или его вовсе не будет. Эти опыты требуют, как видите, аппарата, изменяющего силу тока (чтобы найти ту степень его, при которой получается minimum мышечного сокращения); следовательно, действуя замыканием и размыканием постоянного, пришлось бы ввести в цепь реостат; при индукционном же аппарате его ненужно: силу тока изменяют бо̀льшим или меньшим приближением вторичной спирали к первичной. Кстати вы убедитесь таким образом на опыте, что индукционные электрические удары действуют в сущности так же, как замыкание и размыкание постоянного тока. Разница между обоими способами возбуждения, в самом деле, лишь та, что при действии постоянным током время между началом и концом его можно продолжить по произволу, здесь же начало и конец тока отделены друг от друга чрезвычайно коротким промежутком времени и мы не властны над этим временем.

Начнем же с первого условия. Концы электродов в этих опытах должны быть неподвижны. Здесь они могут быть и в форме медных проволок, потому что разницы величин мышечных сокращений чрезвычайно резки, следовательно, поляризации электродов опасаться нечего. Нерв движущего аппарата, изолированного от земли, лежит на электродах ближайшими точками к мышце. Вторичная спираль отодвинута очень далеко от первичной. Замыкание и размыкание первичной спирали остаются, как видите, без действия. Приближаю мало-помалу вторую спираль к первой и пробую постоянно замыкать и размыкать цепь последней. Получается, наконец, слабое мышечное сокращение. Если при этом стоянии вторичной спирали передвинуть нерв так, чтобы электроды лежали близ центрального конца его, то замыканием и размыканием тока первичной спирали получается очень сильное

вздрагивание мышцы. Передвиньте нерв назад и сокращение снова слабо. Если мышцу связать с миографом, то легко убедиться, что передвижение места раздражения по длине нерва от его периферического конца к центральному миллиметров на 5 дает уже ощутительное нарастание величины мышечного сокращения, а, следовательно, и степени возбуждения нерва*. Факт, в высокой степени интересный, но в то же время чрезвычайно странный. Подумайте, в самом деле, акт возбуждения нерва есть во всяком случае акт движения материальных частичек по длине его; всякому же движению существует препятствие; оно есть, стало быть, и в нерве. Нужно было бы после этого ожидать, что чем дальше отстоит от мышцы толчок нерву, приводящий ее в деятельность, тем последняя должна бы быть слабее, потому что путь нервному возбуждению в этом случае длиннее; а выходит наоборот. Приведу, для ясности, примеры. Бросьте камень на покойную поверхность воды, нарушьте положение равновесия жидких частиц в этом месте — произойдет волнение. Кто не знает, что чем дальше от места падения камня, тем волны меньше? Кому не известно, что звук, поскольку он обусловливается движением воздуха или других материальных частичек, ослабляется с удалением от места рождения. Та же история с пулей, пущенной из ружья, и вообще со всякого рода движением, если оно произведено лишь одним толчком и встречает со стороны среды, в которой происходит, только сопротивление. Но можно вообразить себе чрезвычайно много условий, где движение материальных частиц, а вместе с тем и живая сила их, нарастает по мере продолжения движения. Тут обыкновенно силы, производящие движение, действуют не мгновенно, а продолжительно, или существуют особенные

* При таком постепенном передвижении электродов по длине n. ischiadici у лягушки Пфлюгер заметил, что когда они дойдут до места происхождения от ствола главных мышечных ветвей (которые отрезаны), то мышечное сокращение вдруг значительно нарастает. Этому факту еще нет объяснения.

условия в среде, где происходит движение. Снежные лавины представляют этому очень наглядный пример: разрушительное действие лавины растет по мере ускорения ее при падении и вместе с тем как она нарастает в массе, подбирая на своем пути рыхлый снег. Я вам привел образ — это, конечно, не разгадка виденному нами явлению, но во всяком случае он поясняет, каким образом найденный нами факт может быть намеком на внутреннюю организацию нерва. Из него до сих пор непоколебимо следует только то, что между актом возбуждения нерва электрическим током и процессом движения последнего по проводникам вообще нет и тени сходства*.

Другое условие, т. е. влияние межполюсного пространства на величину мышечного сокращения сливается отчасти с только что изложенным. Если в самом деле из двух сравниваемых между собою опытов в одном, для увеличения межполюсного пространства, который-нибудь из электродов, например ближайший к мышце, остается неподвижным, а отодвигается более удаленный от нее, то при этом передвижении он приходит в соприкосновение с точками нерва, дающими при раздражении их сильнейшее мышечное сокращение. Следовательно, если последнее и усилилось бы, то мы не имеем права отнести усиление это к увеличению межполюсного пространства. Дело другого рода, если получится усиление при передвижении ближайшего электрода к мышце в направлении к тому же органу: тогда усиливающее влияние увеличения межполюсного пространства на величину мышечного сокращения доказано a fortiori, потому что здесь подвижный электрод пришел в соприкосновение с точками нерва менее раздражительными, притом с удлинением межполюсного пространства увеличилось препятствие в цепи. Если бы даже получилось при этом усло-

* Все относящееся здесь к постепенному нарастанию раздражительности нерва в направлении от периферии к центру написано значительно ранее, чем я получил работу Гейденгайна (см. лекцию XII); оставлено же без поправки на том основании, что в высказанной форме не вредит делу.

вии ослабление мышечного сокращения, то нельзя было бы вывести из этого положительного заключения до тех пор, пока ток, ослабевший от увеличения межполюсного пространства, не был бы компенсирован до прежней силы. Но и тогда уменьшение величины мышечного сокращения не доказывало бы уменьшения степени нервного возбуждения с увеличением расстояния между электродами, потому что тот из них, который придвинулся к мышце, пришел в соприкосновение с точками нерва, менее раздражительными. Итак, решение вопроса возможно было бы лишь в том случае, если бы получилось усиление мышечного сокращения при передвижении ближайшего к мышце электрода в направлении к тому же органу. Такие опыты и существуют. Они показывают, что при этом условии мышечное сокращение усиливается, притом от замыкания токов слабых и средней силы оно становится продолжительнее, — принимает тетанический характер.

Существование разобранных условий для чувствующих нервов, конечно, определено быть не может.

Теперь мне остается разобрать последнее условие возбуждения нервов, именно направление тока по отношению к центральному и периферическому концам нерва. Если электрод, идущий от положительного полюса батареи, приложен ближе к центральному концу нерва, а другой ближе к мышце, то ток называют нисходящим, при противном положении электродов — восходящим. Следовательно, задача наша сводится вообще на определение разницы в степени возбуждения нерва при действии на него восходящим и нисходящим током. В частности же, сюда относится определение степени возбуждения нерва при замыкании и размыкании токов обоих направлений, когда притом токи берутся различной силы. Таким образом, здесь удовлетворится, наконец, любопытство тех, которые, слушая изложение условий возбуждения нерва электрическим током, может быть уже не раз задавали себе вопрос, почему до сих пор не было сказано ни слова о различии замыкания и размыкания тока относительно возбуждения нерва. Для опытов

здесь нужен постоянный ток (3—4 элемента Даниэля); в цепи должен быть реостат, не нарушающий этого постоянства, электроды, не дающие поляризации; место приложения их к нерву во все время опытов над ними постоянно. Эти условия опыта вам, конечно, понятны из предыдущих лекций. Но здесь есть еще и другие. Опыт следует начинать слабыми токами, чтобы не утомить сразу нерва. Наблюдая действие замыкания и размыкания на мышечное сокращение, не нужно протягивать промежуток времени между этими двумя актами долее $^1/_2$—1 минуты, иначе в результат опыта вводится новое условие, — изменение раздражительности нерва под продолжительным влиянием на него постоянного тока. Замкнувши и разомкнувши ток один раз, следует подождать минуты 2 и потом уже снова можно повторять ту же операцию; в этом случае промежуток времени между размыканием тока и новым замыканием растянут на 2 минуты для того, чтобы не произошло в нерве суммирования предыдущих колебаний с последующими, о чем будет говорено впоследствии. К условиям опыта принадлежит, наконец, свежесть нервов, т. е. действование над ними тотчас по отделении их от тела (круглым числом не позже 5—10 мин. по перерезании нерва). Предлагаю таблицу относящихся сюда явлений, составленную Пфлюгером на основании многочисленных и строгих по выполнению опытов. Она справедлива не только для свежего нерва, отделенного от тела, но и для находящегося в связи с нервным центром.

Сила тока	Восходящий ток	Нисходящий ток
Слабый ток	замыкание — сокращение размыкание — покой	замыкание — сокращение размыкание — покой
Средний ток	замыкание — сокращение размыкание — сокращение	замыкание — сокращение размыкание — сокращение
Сильный ток	замыкание — покой размыкание — сокращение	замыкание — сокращение размыкание — слабое сокращение (?)

К сожалению, мы еще не можем теперь войти в рассмотрение этой таблицы. Смысл ее будет понятен вам только после

знакомства с законами изменения нервной раздражительности под влиянием постоянного тока, из которых таблица эта вытекает как логическое последствие.

Из чувствующих нервов только на зрительном было определено влияние разобранного нами условия. Слабые токи здесь недействительны, по крайней мере для большинства людей. Если же действовать сильными, то оказывается, что при восходящем направлении тока по зрительному нерву световое ощущение сильнее при замыкании, при нисходящем — наоборот. Теперь достаточно пока заметить, что на чувствующем нерве результат от действия сильных токов совершенно противоположен описанному нами для движущих. Факт очень замечательный. Но еще замечательнее то, что постоянное световое ощущение, существующее в глазу все время, пока через нерв его идет ток, с изменением направления последнего меняет совершенно свой характер. Вот описание относящихся сюда явлений Гельмгольца: если по зрительному нерву идет восходящий ток, то в начале его действия поле зрения закрытого глаза светлеет и окрашивается в беловато-фиолетовый цвет; на этом фоне место вхождения в глаз зрительного нерва является темным пятном. Световое ощущение мало-помалу слабеет и незаметно исчезает, если размыкать ток постепенно. Но вслед за размыканием поле зрения темнеет и принимает красновато-желтый оттенок. При замыкании нисходящего тока является то же, что при размыкании восходящего, т. е. потемнение поля зрения и то же окрашивание, но вместе с тем место вхождения зрительного нерва является светлым голубым кружком на темном фоне. Если ток разомкнуть, то поле зрения светлеет, а место вхождения нерва делается темным пятном. Итак, вы видите, что на зрительном нерве замыкание восходящего тока тождественно по эффекту с размыканием нисходящего, и наоборот. Обстоятельство это очень важно и найдет себе объяснение впоследствии.

Таким образом, мы разобрали условия возбуждения нерва, отделенного от тела электрическим током. Теперь на основа-

нии найденных нами фактов пора поговорить о самом возбуждении вообще. Но прежде этого считаю необходимым сказать несколько слов об особенностях действия индукционных электрических ударов на движущий нерв и вытекающих отсюда практических правил для употребления этой формы токов. Раз уже было замечено, что индукционный удар есть электрический ток, длящийся чрезвычайно короткое время, и соответствует, следовательно, быстро следующему друг за другом замыканию и размыканию тока гальванической пары. Стало быть, его выгодно употреблять во всех случаях, где хотят действовать, так сказать, только замыканием и размыканием тока, т. е. колебанием его напряжения, и исключить по возможности влияние на нерв тока постоянной силы, которое всегда существует при действии на этот орган замыканием и размыканием гальванической пары. Но, употребляя индукционный удар как раздражитель, нужно быть в одном отношении очень осторожным, иначе можно впасть иногда в большие заблуждения. Вот пример: вы видели, что для возбуждения нерва электрическим током необходимо приложить электроды к двум точкам по длине нерва, т. е. чтобы электрический ток проходил по какой-нибудь части длины всего органа. Условие это, повидимому, должно бы было существовать и для индукционного удара, но я вам покажу, что здесь для произведения мышечного сокращения достаточно и одного провода от вторичной спирали индукционного аппарата. В самом деле, положим конец нерва движущего аппарата на один из электродов второй спирали (концами их могут быть медные проволоки), сближенных между собою миллиметра на 2—3; мышцы сообщим с землею, например положим их прямо на стол; придвинем вторую спираль к первой как можно ближе. При этих условиях замыкание и размыкание тока первичной спирали дает, как видите, каждый раз сокращение. То же самое, если вы мышцу сначала изолируете, например положите ее на стеклянную подставку, но потом сообщите ее с землею посредством вашего тела, т. е. приложите к ней палец во время замыкания

или размыкания первичной спирали. Мышечное сокращение произойдет при этих условиях даже в том случае, если между электродом, на котором лежит центральный конец нерва, и мышцей нерв перевязан. Сделайте то же самое с замыканием и размыканием простой гальванической пары (если она не чрезмерно сильна) или ослабьте силу индукционного удара отодвиганием вторичной спирали от первичной — и однополюсных сокращений, как они названы Дюбуа-Реймоном, не увидите. Дело объясняется здесь просто: вы знаете из физики, что если токи вторичной спирали очень сильны, т. е. если самая спираль состоит из очень большого числа оборотов проволоки и притом находится близко к первичной, то при замыкании и размыкании тока последней, когда цепь вторичной не замкнута и концы ее сближены между собою, между ними проскакивает искра — ясное доказательство, что на концах разомкнутой второй спирали противоположных электричеств накопляется столько, что они через воздух разряжаются. Каждый электрод второй спирали можно, стало быть, сравнить с кондуктором электрической машины, на котором скопляется периодически электричество. После этого ясно, что оно по мере своего рождения должно протекать по нерву и мышце в землю, если органы эти сообщены с одной стороны с землею, с другой находятся в связи с кондуктором, на котором периодически накопляется электричество. Процесс этот можно сравнить еще с разряжением лейденской банки через нерв и мышцу, если первый связан, например, с внутреннею, а вторая — с наружною обкладкою. И здесь протекает ток по длине нерва. В справедливости сказанного не трудно убедиться, если тщательно изолировать от земли весь круг вторичной спирали. При работах с индукционным током следует всегда иметь в виду это обстоятельство, иначе возможны большие заблуждения.

———

XII

Общие выводы из рассмотренных условий возбуждения нерва электрическим током; о деятельном состоянии этого органа. — Условия электрического возбуждения мышцы

Разобрав условия возбуждения нерва электрическим током, мы, собственно говоря, только коснулись начала этого учения. Но фактического материала накопилось у нас уже и теперь довольно; а я знаю по собственному опыту, как тяжело действует на внимание масса фактов, не осмысленная общими выводами. Притом, когда фактов собрано уже много, всегда полезно ориентироваться между ними: этим выясняется путь дальнейшего исследования. На этих только основаниях я приприступаю к возможным выводам из того, что уже стало нам известно, хотя, строго говоря, время для этих выводов еще не настало. Посмотрим же прежде всего, как распространяется электрический ток по нерву, — идет ли он всегда по всей длине его, как по проводнику, или последнего рода движение ограничивается только межполюсным пространством. Что раздражающий ток проходит так или иначе по нерву, как по проводнику, и доказывать нечего, потому что иначе действие его на нерв было бы невозможно*. С решением этого вопроса связано, как увидите, несколько других; притом от него зависит общее воззрение на одну из сторон акта возбуждения нерва электрическим током. Вы, конечно, помните из физиологии так называемый закон изолированного движения возбуждений по длине нервных волокон, выведенный из того, что мы можем, с одной стороны, двигать отдельно каждую из мышц, получающих ветви от одного и того же нервного ствола, с другой стороны, способны ощущать

* Это положение не находится в противоречии, как это может показаться с первого взгляда, с тем, что сказано на стр. 214. Там доказано, что между актом возбуждения нерва электрическим током и прохождением последнего по первому, как по проводнику, лежит огромная разница; но отсюда еще не следует, чтобы оба акта не могли существовать в нерве рядом в одно и то же время.

отдельно впечатление почти на каждую точку чувствующих поверхностей нашего тела. Этот закон требует, как думали прежде, изолирующей оболочки для каждого нервного волокна. Предположим, что такая оболочка в самом деле существует и что она не проводит электрического тока. Возможно ли тогда прохождение последнего по содержимому нервных трубок, если электроды приложены к двум точкам поверхности

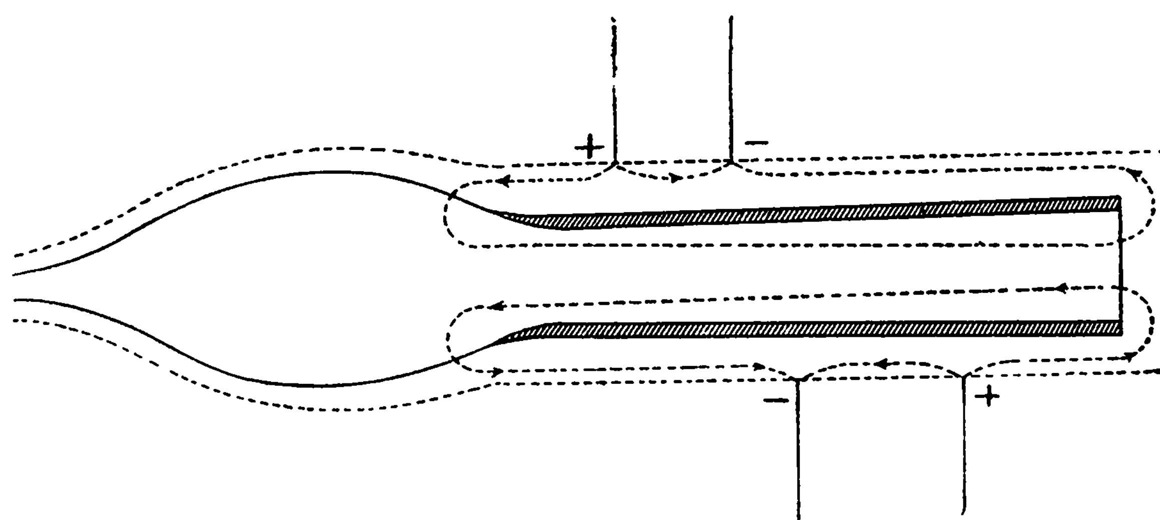


Рис. 30

нерва? Конечно, возможно, если принять, что поверхность нерва смочена жидкостью, проводящей электрический ток, что поверхность мышц не имеет изолирующей оболочки, и что, наконец, содержимое нервных трубок проводит электрический ток. Можно предположить, что ток, выходя из положительного электрода, ветвится (рис. 30); одна ветвь его идет по жидкости, смачивающей поверхность нерва, к отрицательному электроду, другая — по той же жидкости — в противоположную сторону, или к центральному концу нерва, или к поверхности мышцы (смотря, к чему ближе положительный электрод); проникает отсюда в полость нервной трубки, проходит всю длину ее и, выходя снова на поверхность нерва, идет к отрицательному электроду. Эта-то длинная ветвь, может быть, и возбуждает нерв. Гипотезу об изолирующих оболочках нервных волокон старались подкрепить тем, что перевязка нерва между мышцей и местом приложения тока, причем изолирующие стенки нервных трубок спадаются (сле-

довательно, прохождение электрического тока внутри нервного волокна становится невозможным), уничтожает возбуждающее действие электрического тока, т. е. уничтожает мышечное сокращение. Однако гипотеза эта, а вместе с нею и предположение о возбуждении нерва ветвью тока, проходящею по всей длине его, несправедливы. Первая опровергается тем, что перерезка нерва без уничтожения соприкосновения отрезков ниже места раздражения точно так же уничтожает мышечное

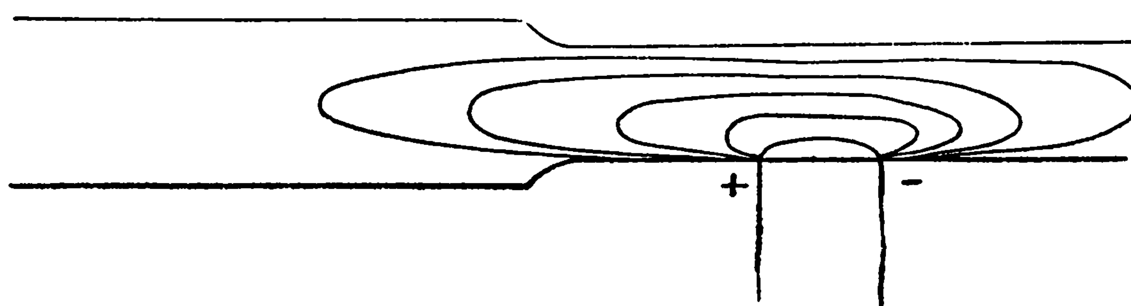


Рис. 31

сокращение, как и перевязка; а здесь об уничтожении возможности проходить электрическому току по содержимому нервной трубки не может быть, конечно, и речи. Второе же предположение опровергается тем, что наложение лигатуры выше места раздражения должно бы точно так же уничтожить мышечное сокращение, как и лигатура ниже этого места, а этого никогда не бывает. Итак, электрический ток входит из электрода прямо в толщу нервного волокна. Но, может быть, он ветвится здесь, и мышечное сокращение производится лишь тою ветвью тока, которая проходит по всей длине нерва и даже переходит в мышцу (рис. 31). И это несправедливо. Представьте себе, в самом деле, что место приложения электродов к нерву постоянно удаляется от мышцы. Тогда путь для нашей возбуждающей ветви становится все длиннее и длиннее, сила тока в этой ветви, следовательно, постоянно ослабевает, вместе с тем должна уменьшаться и величина мышечного сокращения; а вы знаете, что она, наоборот, растет с удалением места раздражения нерва от мышцы. Следовательно, нерв возбуждается и в том случае, если электрический ток проходит по какой-нибудь части длины его. И насколько

прохождение электрического тока по жидкому проводнику связано с движением материальных частичек, настолько можно сказать, что нерв приходит каждый раз в деятельное состояние, когда движение сообщено нескольким материальным частицам по длине его. На основании опытов, изложенных при описании второго условия возбуждения нерва электрическим током, можно далее думать, что если толчок сообщен очень небольшому числу материальных точек, то возбуждение нерва бывает слишком слабо, чтобы выразиться внешним эффектом, т. е. мышечным сокращением. В этом отношении чрезвычайно замечательно старинное наблюдение, утверждающее, что быстрая перерезка нерва очень острым ножом, так чтобы насилие соседним частям было по возможности мало, не вызывает мышечного сокращения. После этого уму сама собою представляется мысль, что с увеличением числа потрясенных материальных частиц нерва должна увеличиваться и степень возбуждения его (влияние величины межполюсного пространства на степень нервного возбуждения). Если вникнуть в дальнейшие условия перехода нерва от покоя к деятельности под влиянием электрического тока, то нервное волокно является органом, устроенным так, что живая сила движения, вызванного в каком-нибудь месте по длине его, растет по мере распространения движения. В этом свойстве движущей нервной трубки лежит огромный физиологический смысл. Оно доказывает, что слабый толчок центральному концу нерва, выходящий из нервного центра, способен вызвать сильное мышечное сокращение, тогда как тот же самый толчок, приложенный близ периферического конца того же нерва, может и не возбудить последнего. Этим объясняются, по вероятности, те страшные конвульсии мышц, которые встречаются при незначительных, повидимому, страданиях нервных центров. Если б то же самое свойство было доказано и для чувствующего нерва (здесь, конечно, наоборот; сила ощущения должна была бы расти по мере удаления раздражения от нервного центра), то объяснилась бы та изумительная легкость, с какою

передается по нерву даже самое ничтожное движение от периферии к центру. Подумайте, в самом деле, от ножного пальца до головы у человека бывает чуть не сажень, а мы чувствуем малейшее прикосновение постороннего тела к этим пальцам.

Вот пока все, что мог я сказать общего о деятельном состоянии нерва на основании изложенных условий возбуждения этого органа. Что же касается сущности самого акта возбуждения, то разработка этого вопроса еще впереди *. До сих пор мы узнали только, когда нерв возбуждается электрическим током более или менее сильно или вовсе не возбуждается, нисколько не обращая внимания на те изменения, которые претерпевают известные нам электрические свойства нерва и его раздражительность под влиянием электрического тока. А изменений этих может быть много, потому что мы имеем возможность разнообразить в очень обширных размерах форму и степень раздражения, притом наблюдать влияние последнего на упомянутые свойства не только в момент акта возбуждения нерва, но и в последующие периоды времени. Итак, нам предстоит изучить этот ряд вопросов; но прежде мы должны еще обратиться к мышце и определить условия ее возбуждения электрическим током.

При непосредственном раздражении мышца возбуждается лишь колебанием густоты тока. Столбняка при замкнутом положении цепи, как это бывает при раздражении движущего нерва постоянным током определенной силы, здесь до сих пор не найдено. Сверх того мышца труднее возбуждается электрическим током, чем нерв; другими словами: для произведения мышечного сокращения при прямом раздражении мышцы требуется сильнейший ток, чем при действии им

* Говорить здесь о внешнем сходстве между актом нервного возбуждения и электрической индукцией, как это делалось прежде, считаю излишним, потому что последняя вызывается только колебаниями индуцирующего тока, тогда как нерв возбуждается и в продолжение действия постоянного тока — чувствующий всегда, движущий по крайней мере при определенной силе раздражителя.

на движущий нерв ее. Доказать это, повидимому, очень легко: стоит только действовать поочередно на мышцу и ее нерв слабыми токами; тогда при раздражении нерва получается явное сокращение; когда же на электроды положена самая мышца, то сокращение это или едва заметно, или его вовсе нет. Против этих опытов возможно, однако, возражение: мышца всегда значительно толще своего нерва, следовательно, при одинаковой силе раздражающего тока густота его в мышце значительно менее, чем в нерве, а с густотою тока растет, как известно, степень возбуждения последнего. Чтобы устранить это возражение, сделаны были следующие опыты: на концы электродов, идущих от вторичной спирали индукционного аппарата, значительно удаленной от первичной, положена мышца, а на нее нерв движущего аппарата. Замыкают и размыкают ток первой спирали и при этом постепенно приближают к ней вторую, т. е. усиливают индукционный ток. Когда мышца, лежащая непосредственно на электродах, еще не вздрагивает, то в другой, которой нерв лежит на первой мышце, уже появляются сокращения. Понятно, что густота тока, идущая по нерву движущего аппарата, не больше, чем в мышце, лежащей на электродах, а между тем первый возбуждается при меньшей силе тока, чем последняя. Итак, нерв раздражительнее мышцы. Обстоятельство это, равно как неравномерное распределение нервов по мышце, заставляют уже ожидать, что последний орган не во всех точках одинаково легко возбуждается электрическим током. Опыты показали, на самом деле, что места наибольшей раздражительности в мышце соответствуют точкам вхождения в нее нервов; напротив, самыми тупыми к электрическому току оказываются те части мышцы, где микроскоп не открывает нервных волокон. В икряной мышце лягушки, например, задняя, т. е. прилежащая к коже поверхность менее раздражительна, чем передняя; in musc. sartorio того же животного самые нечувствительные места суть части, прилежащие непосредственно к сухим жилам. Это обстоятельство дает уже, по моему мне-

нию, намек на то, что мышечная ткань способна сокращаться под влиянием раздражения и сама по себе, т. е. независимо от возбуждения распространенных в ней нервов. Вопрос этот, поднятый в науке еще Галлером, очень интересовал физиологов в последнее время и решен весьма недавно Кюне в пользу самостоятельности мышечной раздражительности. До работ последнего ученого главным аргументом в пользу этой самостоятельности считалось известное свойство американского яда *кураре* — парализовать движущие нервы в направлении от их периферических (конечно, доступных опыту) концов к центру, не уничтожая в мышце способности сокращаться при непосредственном раздражении ее электрическим током *. Защитники самостоятельной мышечной раздражительности говорили, что кураре совершенно убивает нерв; следовательно, отравленная мышца может сокращаться лишь в силу независимости раздражительности мышечной ткани от нервной. Противники же их утверждали, что опыты с кураре еще не доказывают парализования этим ядом окончательных ветвей нервов, заключенных внутри мышечных волокон; следовательно, способность отравленных кураре мышц может происходить от возбуждения именно этих ветвей. Опровергнуть это предположение было невозможно, пока Кюне не открыл в мышце мест, лишенных нервной ткани,

---

* Кураре очень трудно достать в продаже, а потому желающим познакомиться с действием его на нервы и мышцы советую употребить другой, очень распространенный в медицинском употреблении, яд,— сернокислый атропин, который, по исследованиям профессора Боткина, представляет большое сходство в этом отношении с кураре. Вот условия и форма опыта: лягушке впрыскивается под кожу не менее 0,2 см^3 насыщенного раствора сернокислого атропина (при 26° Ц) и животное оставляется в покое не менее $^1/_4$ часа. Потом с задней половины его тела снимают кожу, обнажают седалищный нерв и действуют сильными индукционными ударами то на нерв, то прямо на мышцу. В первом случае, если и получается сокращение, то чрезвычайно слабое; при втором же — мышечное сокращение ясно выражено. Опыты с кураре имеют, конечно, ту же форму.

и не определил опытом степени их раздражительности относительно других частей того же органа, более или менее богатых нервами. Определив это различие, он парализовал движущий нерв внутри мышцы средством более могучим, чем кураре (об этом средстве речь впереди), сравнил раздражительность безнервных частей мышцы с нервными, нашел ее везде одинаковою, и тем решил вопрос о самостоятельности раздражительности мышечной ткани. Относительно наших будущих воззрений на механическое устройство мышцы, результат этот, конечно, важен; но теперь, в физиологическом отношении, значение его невелико, потому что в целом организме, при нормальных условиях, мышечное сокращение есть всегда результат возбужденного состояния движущего нерва. И в отделенной от тела мышце, при прямом раздражении ее электрическим током, влияние деятельности нервов очевидно. Поскольку, следовательно, последние распределены по массе мышцы неравномерно и неправильно, постольку исследование второго, третьего и четвертого условий возбуждения этого органа электрическим током не может привести ни к каким определенным результатам. Дело другого рода, если бы относящиеся сюда опыты были произведены над мышцами, в которых деятельность нервов парализована; но таких опытов еще нет *.

Влияние направления тока на мышечное возбуждение определено Гейденгайном как для нормальных мышц, так и отравленных кураре. Для нас важны лишь последние. Слабые и средней силы токи обоих направлений действуют на мышцу точно так же, как на движущий нерв: является сначала сокращение только при замыкании, с усилением же тока и при размыкании. Относительно же сильных токов есть уже между мышцей и нервом разница: последний возбуждается, как вам известно, замыканием нисходящего

* Написано раньше получения работ Безольда, о которых говорится в XXIV лекции.

и размыканием восходящего тока; отравленная же мышца дает при прямом раздражении сильными токами сокращение при замыкании и размыкании токов обоих направлений. Рядом с этими опытами Гейденгайн исследовал влияние направления тока на возбуждение нормальной мышцы и нерва вместе, т. е., прикладывая один электрод к мышце, другой — к нерву, и нашел ряд явлений, получаемых при раздражении одного нерва. Если же электроды оставались попрежнему на мышце и нерве, густота же тока в последнем значительно ослаблялась, то получался ряд явлений, описанных для прямого раздражения мышцы, отравленной кураре. Все эти результаты будут объяснены вам впоследствии, вместе с явлениями возбуждения нерва токами различных направлений. Теперь же они имеют еще так мало значения, что распространяться о них больше не стоит.

XIII

Устройство миографа Гельмгольца и Пфлюгера.— Быстрота движения возбуждения по нерву

Сегодня я обращаюсь снова к возбуждению нерва электрическим током, но теперь мы будем рассматривать этот акт уже независимо от производящих его условий, а заглянем, так сказать, впервые, внутрь самого процесса и познакомимся по крайней мере с его развитием во времени. Если акт нервного возбуждения есть в самом деле какого-нибудь рода движение, то для передачи его по движущему нерву от места раздражения к мышце (вопрос, распространяется ли возбуждение и в противоположную сторону, мы оставим в стороне) необходимо известное время. Определение этой величины представляет, конечно, огромный интерес: мы узнали бы, может быть, что движения воли передаются по нервам с такой же быстротой, как движется электрический

ток по проводнику, узнали бы, может быть, что-нибудь другое, но во всяком случае приобрели бы понятие об одной из сторон занимающего нас процесса. Интересно было бы знать, кроме того, какие колебания претерпевает величина возбуждения в продолжение деятельного состояния нерва, измеряемого временем мышечного сокращения: достигает ли она непосредственно за раздражением наибольшей высоты и потом постепенно падает, или сначала постепенно нарастает и потом так же постепенно ослабевает, или, наконец, величина эта претерпевает, в течение данного времени, еще бо́льшие колебания. Все эти вопросы важны, потому что они бросают свет на устройство нерва. Для решения их даны средства гениальным Гельмгольцем, устроившим с этой целью снаряд, известный в науке под именем миографа. Смысл этого аппарата следующий: изобразить акт мышечного сокращения (следовательно, условно и процесс нервного возбуждения) графически, так чтобы различные фазы развития его сделать доступными наблюдению; кроме того, изобразить таким же образом время между началом электрического раздражения мышц или нерва и началом мышечного сокращения *. Первого он достиг тем, что нижний сухожильный конец икряной мышцы лягушки, отделенной от тела вместе с нервом, связал с устроенным особенным образом аппаратом для писания, оканчивающимся иглою, и повесил эту мышцу вертикально пред равномерно вращающимся около вертикальной оси цилиндром, которого скорость может быть увеличена по произволу и время каждого оборота определено. Поверхность цилиндра коптится и игла приводится с нею в соприкосновение. Если время полного обращения цилиндра очень незначительно, то пока мышца сокращается, перед нею успеет пройти бо́льшая или меньшая часть окружности цилиндра;

* Входить в подробное описание этого инструмента считаю совершенно бесполезным, потому что он очень сложен; притом я знаю, по собственному опыту, что понять все детали его можно лишь, имея перед глазами самый аппарат, а не описание и чертеж его.

на поверхности последнего мышечное сокращение и оставляет след в форме кривой линии, тем более растянутой, чем время одного оборота меньше. Это и дает возможность анализировать акт мышечного сокращения, а поскольку он обусловливается актом нервного возбуждения, то и проследить последний в различные периоды его развития. Аппарат Гельмгольца до такой степени удовлетворяет всем требованиям точности,

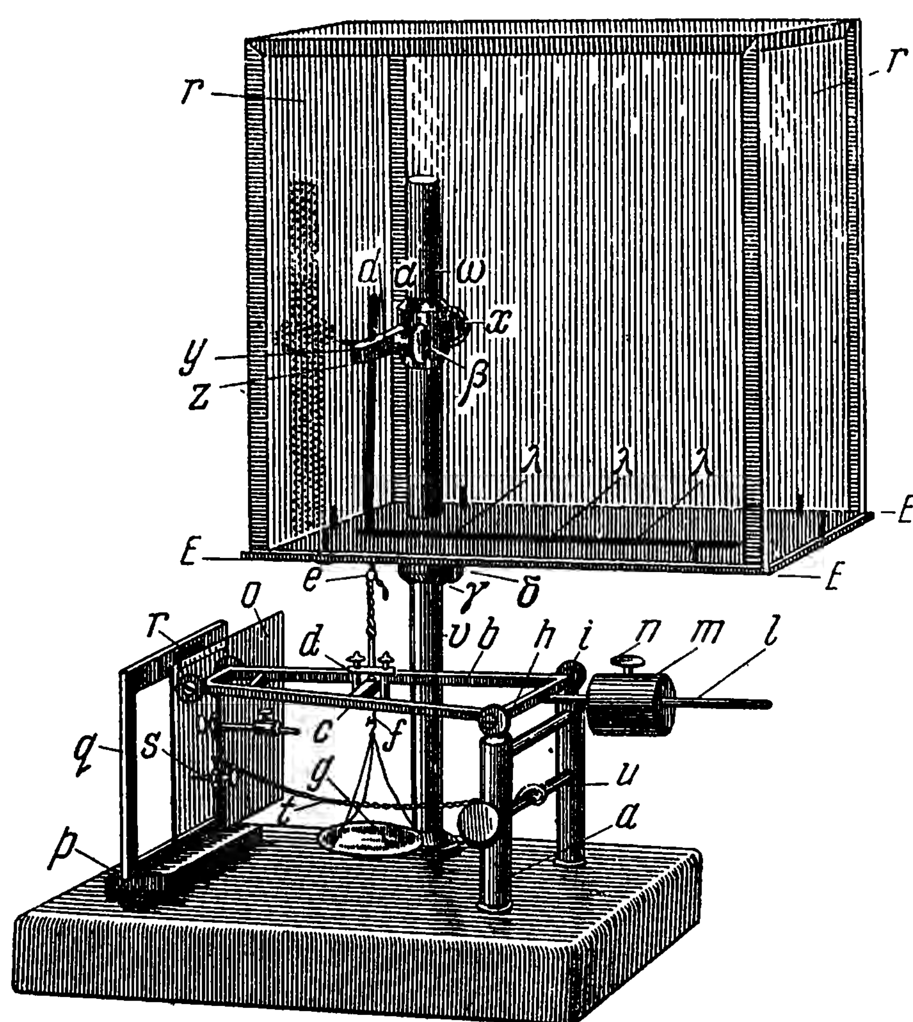


Рис. 32

что его, по справедливости, можно назвать анализером мышечного сокращения. Чтобы определить время между началом электрического раздражения мышцы или нерва и началом мышечного сокращения, к описанным частям снаряда придан еще такой аппарат, который заставляет пишущую иглу отметить чертою на цилиндре начало раздражения. Тогда простое измерение расстояния этой черты от места поднятия кривой над прямою, соответствующею покойному положению мышцы (эта прямая линия принимается за абсциссу, а высóты поднятия пишущего снаряда над нею в различные периоды

мышечного сокращения — за ординаты), дает требуемую величину, разумеется, если время оборота цилиндра известно. Наибольшая ордината кривой мышечного сокращения принимается вообще мерилом степени последнего, а потому описанный нами инструмент, кроме значения анализирующего снаряда, имеет еще смысл измерительного. Имея в виду исключительно последнюю цель, Пфлюгер изменил несколько аппарат Гельмгольца, упростил его и сделал тем доступным для большинства. Миограф Пфлюгера играет очень важную роль в современных электрофизиологических исследованиях, и. потому я кстати опишу его здесь прежде, чем приступлю к изложению результатов, полученных Гельмгольцем с помощью его снаряда. В миографе Пфлюгера цилиндр заменен шлифованной плоской стеклянной пластинкой *o* (рис. 32), которая коптится. Между двумя сравниваемыми по величине мышечными сокращениями пластинка передвигается перед пишущим снарядом по желобкам металлической рамы *pqr* рукою. Мышечное сокращение оставляет на пластинке след в форме прямой линии. Пишущий аппарат состоит из медной рамы *b*, вращающейся между устоями *aa* около оси *hi*. К последней приделан рычаг с передвигающеюся по нему тяжестью *m*, которая во всяком положении может быть укреплена неподвижно винтом *n*,— это противовес относительно тяжести рамы *b*. С противоположного конца последней, между ее продольными боками, утвержден валик, вращающийся около оси, параллельной *hi*. К валику приделан снизу металлический штифт с подвижной иголкой и подвижным сверху вниз рычагом, с таким же противовесом, как на задней части рамы. Чем выше рычаг стоит на штифте и противовес отодвинут дальше назад, тем конец иглы *s* подается больше вперед и сильнее нажимает на стекло, если уже касался его прежде. К штифту прикреплена, сверх всего, нить *t*, которая навита другим концом на подвижный валик *u*, вращающийся между устоями *aa*. В начале опыта нить настолько свивается с валика, чтобы конец иглы свободно касался поверхности

стеклянной пластинки и в момент, когда мышца сократилась до maximum. Последняя связана с рамой *b* не прямо, а таким образом: поперечная перекладина с рамы *b* имеет снизу острие; она опирается в соответствующее углубление маленькой четырехугольной металлической рамки *d*, имеющей сверху отросток с ушком, в который продевается один конец *S*-образного крючка, продетого другим концом сквозь сухую жилу мышцы; снизу же к рамке *d* привешена чашечка *g* для отягощения мышцы. При такой связи рамы с мышцей, последняя во время сокращения, т. е. при своем укорачивании, не выходит из вертикального положения, а это очень важно, потому что мы измеряем величину вертикального укорачивания. Наиболее употребительный при опытах с этим инструментом мышечно-нервный движущий аппарат приготовляется следующим образом: по снятии кожи с задних конечностей убитой лягушки перерезывается ахиллова жила и икряная мышца отделяется от прочих мышц голени, оставаясь в связи с бедренной костью. Сквозь ахиллову жилу продевается крючок. Из бедра отсепаровывается n. ischiadicus, перерезывается более или менее высоко и опрокидывается на икряную мышцу. Затем кость бедра очищается от всех мышц и перерезывается на половине своей высоты. Потом отрезывают голень немного ниже коленного сочленения. Аппарат готов и состоит таким образом из икряной мышцы с нервом, висящей на отрезке бедренной кости. Последний ущемляется в клещи *yz*, ходящие снизу вверх по устою *u*. Мышца спускается сквозь щель λλλ медной доски *EE*, двигающейся по тому же устою *u* и в тех же направлениях, что и клещи *yz*. Доска *EE* служит основанием четырехугольному стеклянному ящику *rr*, ограничивающему пространство, в котором находится исследуемый нерв. Под стеклянный колпак кладут на доску *EE* смоченную водою бумагу; оттого воздух здесь всегда насыщен более или менее водяными парами, что предотвращает засыхание нерва во время опытов. Из описания ясно, что мышца отягощается рамой *b* тем более, чем тяжесть *m*

стоит на своем рычаге ближе к этой раме. Понятно также, что удаляя m от последней, можно достигнуть, наконец, такого положения противовеса, когда отягощение мышцы рамою $b = 0$. Тогда можно действовать или с мышцей вовсе не отягощенной, или изменять величину ее отягощения по произволу, кладя разновески на чашку g. Пфлюгеровские электроды, не дающие поляризации, очень сложны, и потому

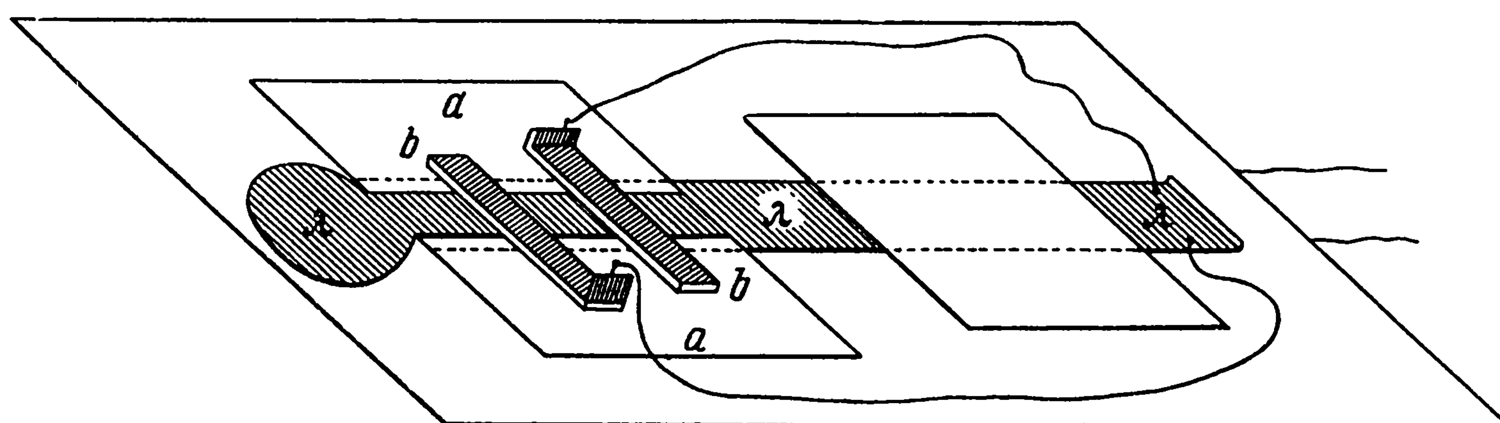


Рис. 33

у меня к его миографу приданы известные вам цинковые (рис. 33). Близ конца щели $\lambda\lambda$, через который опускается вниз мышца, по обеим сторонам щели прикреплены воском с канифолью стеклянные пластинки aa, а на них посредством той же смеси цинковые полоски bb, изогнутые на одном из краев под прямым углом. К ним-то и прикрепляются приводы батареи. Поверх цинковых пластинок кладется, разумеется, бумага, пропитанная раствором цинкового купороса, а поверх ее белочная подстилка со стеклышками. Смотря по надобности, можно укрепить не одну, а две пары цинковых электродов. Чтобы проволоки, идущие от последних, не топырились и не занимали тем много места под колпаком, можно, отступя от электродов, к противоположному концу щели наклеить поперек последней на доску EE стеклянную пластинку, так чтобы между ею и концом щели оставалось небольшое отверстие — через него и вывести проволоки вон из-под колпака.

Обращаюсь теперь к вопросам, обозначенным в начале лекции, и прежде всего к быстроте передвижения возбужде-

ния по движущему нерву. Миограф Гельмгольца, как было уже сказано, дает возможность непосредственно измерять на поверхности цилиндра время между началом раздражения нерва и наступлением мышечного сокращения. Понятно, что графическое выражение этой величины, — известная часть окружности цилиндра, — будет тем больше, чем далее от мышцы лежит по нерву место раздражения. Следовательно, сделав на одном и том же нерве рядом два опыта, из которых в первом расстояние места раздражения от мышцы лежит далее, чем во втором, положим, на 20 мм, мы получим два различных расстояния от начала раздражения до наступления сокращения. Разница между этими расстояниями и покажет, сколько времени потребно возбуждению для перехода по части нерва длиною в 20 мм. Способ этот показывает, действительно, чрезвычайно наглядно, что для движения возбуждения по нерву нужно время; но для точного измерения скорости этого движения он один употреблен быть не может. В самом деле прямая линия (собственно дуга), выражающая эту величину, выходя на инструменте Гельмгольца очень короткою (1, 2, 3 мм), не имеет в то же время тонких границ: с одной стороны она ограничивается чертою, которая, как ни тонка, все-таки имеет измеримую ширину; с другой же — предел ее дан местом поднятия кривой над абсциссой (см. рис. 35 в следующей лекции), а точку начала этого поднятия, по причине слияния двух линий, определить точно невозможно. При наших же измерениях уже и сотые доли миллиметра имеют большое значение. На этом основании Гельмгольц употребил для решения вопроса другой способ, более верный, основанный на известном наблюдении Пуллье, что в одном и том же гальванометре, при действии на стрелку токами одной и той же силы, но продолжающимися различное и чрезвычайно короткое время, между величиною отклонения стрелки и продолжительностью тока всегда существует известное отношение. Имея эти данные, можно, следовательно, вообще измерять отклонением магнитной стрелки короткие промежутки

времени. В нашем случае задача Гельмгольца состояла в следующем: ввести в цепь постоянного тока, кроме гальванометра, нерв, связанный с мышцей, так чтобы замыкание этой цепи действовало в одно и то же время на нерв и гальванометр; ввести, сверх того, в цепь такой механизм, который размыкал бы ее при самом начале мышечного сокращения. Тогда ток будет действовать на стрелку лишь в продолжение времени от начала раздражения нерва до наступления мышечного сокраще-

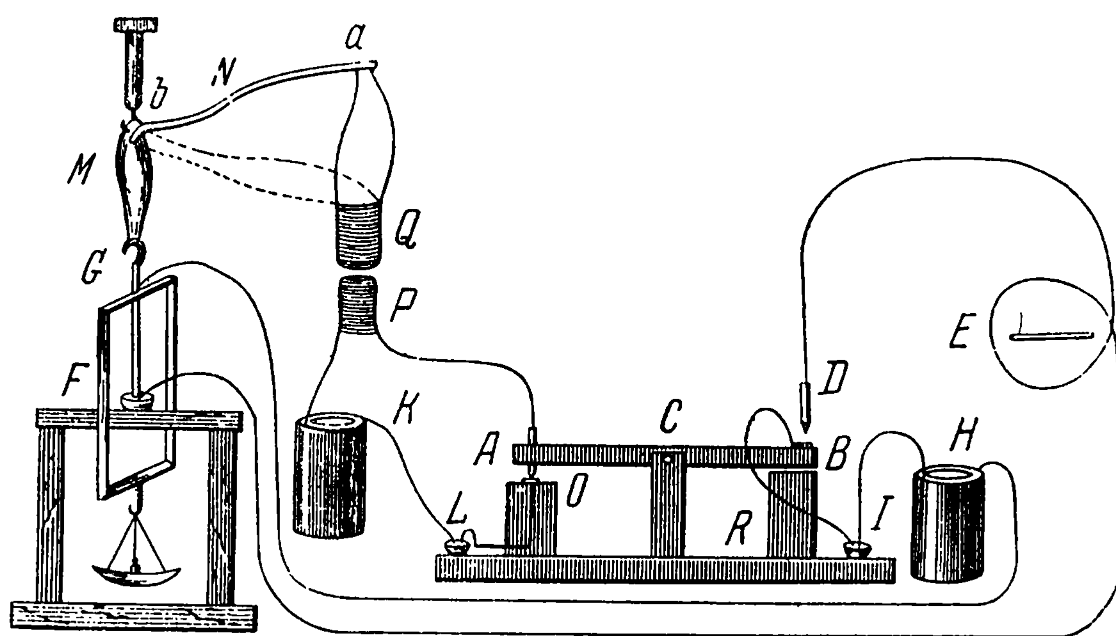


Рис. 34

ния. Вот схематическое изображение аппарата, устроенного Гельмгольцем, и форма опытов с ним (рис. 34).

Нерв N, связанный с вертикально повешенной мышцей M, раздражается в двух последующих опытах на различных расстояниях от мышцы, в точках a и b, индукционными ударами вторичной спирали Q, соответствующими размыканию цепи первичной P. Последняя приводится в действие гальваническим элементом K. Цепь ее $KLAP$ держится замкнутой; но в точке O она легко может быть разомкнута: если надавить вниз конец B коромысла ACB, вращающегося около оси C, то другой конец этого коромысла A поднимается кверху и металлическое сообщение между A и L прерывается. Конец B коромысла ACB висит свободно и при давлении вниз может двигаться до тех пор, пока не упрется в подставку R. С этим концом деревянного коромысла связан, посредством

металлической пластинки, один из полюсов другого гальванического элемента *H*. В цепи последнего, сверх гальванометра *E*, находится металлический отросток *G* четырехугольной рамы, оканчивающийся сверху крючком, продетым через мышечное сухожилие, внизу же едва прикасающийся к поверхности ртути в чашке *F*. Цепь элемента *H* не замкнута. Опыт начинается тем, что утолщенным металлическим концом проволоки *D* нажимают на металлическую пластинку конца *B* коромысла *ACB*. При этом, с одной стороны, замыкается цепь элемента *H*, следовательно, ток начинает действовать на магнитную стрелку гальванометра *E*; с другой стороны, от нажимания *B* вниз конец *A* коромысла *ACB* поднимается вверх, цепь первичной спирали размыкается и нерв раздражается током, являющимся во вторичной спирали *Q*. Итак, начало раздражения нерва совпадает с началом действия тока на магнитную стрелку. За раздражением нерва следует мышечное сокращение; при этом рама со своим отростком *G* приподнимается кверху, нижний конец отростка выходит из металлического соприкосновения со ртутью, следовательно, цепь элемента *H*, действовавшего на гальванометр, размыкается. Стало быть, электрический ток влиял на магнитную стрелку в течение времени от начала раздражения нерва до наступления мышечного сокращения.

Такого рода измерения дали Гельмгольцу следующего рода результаты: возбуждение распространяется по движущему нерву лягушки, при различных физиологических условиях, различное время. Средним числом для температур между 11° и 21° Ц оно проходит 26,4 м в секунду*. При

* Приблизительное определение этой величины сделано было Гельмгольцем и для нервов живого человека. В этих опытах начало тока, действующего на магнитную стрелку, вызывало в коже производителя опыта ощущение. Вслед за появлением последнего экспериментатор старался как можно быстрее произвести мышечное движение, которым размыкался ток, действующий на стрелку гальванометра. Таким образом, время от начала до конца тока соответствовало движению возбуждения по чувствующему нерву в центр, а оттуда по длине дви-

охлаждении нерва быстрота движения значительно замедляется. Так же действует усталость нерва и мышцы и отравление животного кураре. Вы видите, передача движений воли по нервам совершается вовсе не так быстро, как думали прежде древние и как думают до сих пор поэты. Она происходит даже очень медленно в сравнении с быстротою распространения света или электричества. Я слышал от Дюбуа-Реймона, что когда он сообщил открытие Гельмгольца Гумбольдту, тот сравнил быстроту распространения возбуждения по движущим нервам с быстротою урагана. Из результата при действии кураре можно заключить, сверх того, что энергия нервной деятельности стоит в прямом отношении к проводимости нервом возбуждения; можно думать именно, что этот яд, увеличивая сопротивление движению возбуждения по нерву, ослабляет живую силу толчка, сообщенного нерву в известном отдалении от мышцы. Это воззрение, конечно, очень правдоподобно для яда, но возводить его в общее правило нельзя, потому что деятельность нерва при охлаждении, судя по величине окончательного эффекта, т. е. по величине мышечного сокращения не ослабляется, а между тем опыт показывал Гельмгольцу, что движение возбуждения по нерву, охлажденному до 0°, замедляется почти в десять раз против нормального. Может быть охлаждение не влияет на тот механизм нерва, которым обусловливается в нем нарастание возбуждения по мере распространения последнего, а кураре уничтожает именно это свойство нервного волокна. Все это, конечно, предположения, вопросы для будущего, но вы видите еще раз, что строгое физическое исследование свойств нерва навело нас на ряд мыслей, касающихся самых интимных, самых существенных сторон процесса нервного возбуждения.

жущего. Ряд таких опытов, в которых раздражение чувствующих волокон бралось на более или менее близких расстояниях от нервного центра, привел Гельмгольца для человека к числу 80 м в 1 сек.

XIV

Анализ акта мышечного сокращения. — Следы электрического удара в движущем нерве. — Суммирование эффектов электрических ударов одного и того же направления в движущем нерве. — Те же явления в зрительном нерве

При описании инструмента Гельмгольца я его назвал анализером мышечного сокращения, и такое название оправдывается тем, что при помощи миографа это быстротечное движение оставляет по себе явственный образ, дающий возможность следить за развитием процесса во времени. Обстоятельство это в высокой степени важно, потому что только этим путем мы можем дойти до знакомства с характером сил, участвующих в движении мышцы. Метод Гельмгольца допускает, в самом деле, возможность разнообразить в чрезвычайно обширных пределах условия мышечного сокращения, и потому он уже давно заключает в себе задатки быстрого развития вопроса. К сожалению, сложность инструмента мешала до сих пор распространению его в кругу физиологов, и это было главной причиной, что только в самое последнее время явились исследования, служащие продолжением работ, начатых Гельмгольцем. Мы разберем здесь, однако, только главнейшие из этих различных условий, потому что наша главная задача состоит в указании пути к развитию вопроса. Следует начинать, конечно, с сокращения мышцы при ее непосредственном раздражении, когда в ней парализована притом восприимчивость нервов к раздражению, например, посредством кураре; наблюдать форму мышечного сокращения при различных отягощениях, начиная от 0; разнообразить форму раздражения, т. е. действовать замыканием постоянного тока в различных направлениях или индукционными ударами; менять силу раздражения, места приложения электродов, расстояние между ними и пр.; то же самое делать потом с мышцей, в которой нервы не парализованы; наконец, наблюдать форму мышечного сокращения при раздражении не мышцы, а нерва. Исследо-

вания в указанном направлении представляют еще очень много пробелов.

Мы выберем сокращение мышцы при непосредственном ее раздражении индукционными ударами средней силы и при различных отягощениях; потом те же условия при раздражении нерва. Сравнение мышцы с парализованными и неотравленными нервами не открыли заметного различия в форме их сокращения. Поэтому кривая, изображенная на рис. 35, от-

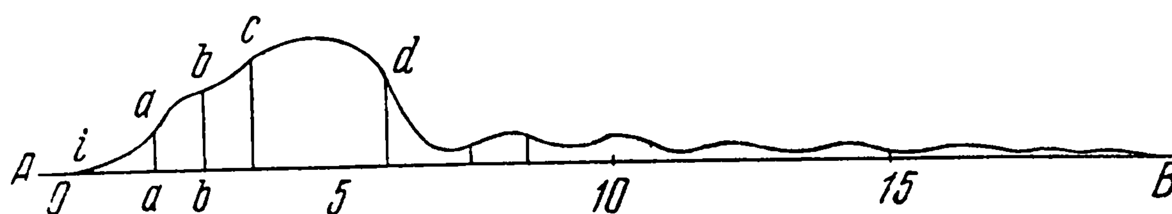


Рис. 35

носится равно к отравленной и неотравленной мышце. Фигура сокращения представлена в увеличенном несколько виде и получена при непосредственном раздражении мышцы. В ней линия *AB* соответствует покойному положению мышцы, ее мы примем за абсциссу кривой *abcdB*, а линии *aa*, *bb* и пр., выражающие величины мышечного укорачивания и растяжения в различные периоды сокращения, — за ординаты. Черта при *O* обозначает начало раздражения; *i* — начало мышечного сокращения. Прежде всего бросается, конечно, в глаза, что начало мышечного сокращения не совпадает с моментом раздражения (продолжительность размыкательного индукционного удара так мала, что в сравнении с рассматриваемыми здесь величинами времени может считаться нулем). Отчего же зависит это опоздание мышечного сокращения относительно времени раздражения? Если бы это явление получалось только на отягощенных мышцах, тогда можно было бы думать, что оно обусловливается противодействием (растяжением) тяжести акту мышечного укорочения; но оно получается и на мышцах вовсе не отягощенных. Можно было бы думать далее, что в основе этого замедления лежит время, потребное для передачи возбуждения по внутримышечным нервам от места раз-

дражения до слияния их концов с мышечными волокнами. Но и это несправедливо, потому что замедление бывает и при раздражении мышц, отравленных кураре. Как же объяснить себе это явление скрытого раздражения (так принято называть его со времени исследований Гельмгольца)? Ничего не остается более, как принять, что толчок, сообщенный частицам мышцы электрическим ударом (идет ли он через нервы, или прямо — все равно), вызывает в них ряд колебаний, суммирующихся по эффекту, и мышечное сокращение является лишь по истечении времени, когда сила возбуждения наросла до известной степени. Можно думать также, что физиологический эффект раздражения мышечного волокна является лишь тогда, когда возбуждение распространилось по всей длине его, для чего нужно, конечно, время. Решению этих вероятностей много помогло бы исследование влияния на продолжительность периода скрытого раздражения места приложения электродов по длине органа, направления токов и величины расстояния между электродами. К сожалению, этих исследований еще нет. С другой стороны, уже существуют такие, которыми определяется быстрота распространения возбуждения по длине мышечной фибры. Эти работы я знаю только по реферату, в котором не описан метод. Быстрота найдена приблизительно равною 1 м в 1 сек. Выше было замечено, что a priori усиление отягощения мышцы, при прочих равных условиях, должно замедлять наступление мышечного сокращения. Опыт и показывает это на самом деле. Объяснение здесь просто. Мышца, как всякое эластическое тело, постоянно растягивается под влиянием повешенной на нее тяжести, и тем сильнее в каждую единицу времени, чем отягощение больше. Таким образом, раздражаемая мышца находится под влиянием двух сил, из которых одна тянет ее книзу, другая кверху; последняя действует притом не сразу, а постепенно. Ясно, что чем сильнее растягивание, тем позднее должно наступать время поднятия тяжести над тем положением, которое она занимала в пространстве (над абсциссой) при начале опыта.

Интересно было бы, однако, знать, влияет ли величина отягощения на продолжительность скрытого раздражения, когда тяжесть не растягивает мышцы, перед ее раздражением и в самом начале его. Строго говоря, наш вопрос решается только при этом условии. Удалить растяжение мышцы очень легко: стоит только подпереть повешенную на нее тяжесть, когда последняя растянула несколько мышцу, и потом раздражать. Гельмгольц так и делал, и результаты опыта остались те же. И это очень понятно. Положим, на мышцу повешено в одном случае 50 г, в другом 100. Первая подперта в то время, когда мышца вытянулась на длину, соответствующую ее окончательному вытяжению 20 г; вторая на длину, соответствующую вытяжению 40 г. При этом условии эластическое напряжение 1-й мышцы = 20 г, 2-й = 40 г; это значит: малейшего усиления эластических напряжений достаточно, чтобы поднять в одном случае 20 г, в другом 40. Но ведь на мышцах висит 50 и 100; следовательно, прежде чем тяжести пойдут кверху, эластическое напряжение в первой мышце должно нарасти до величины = 50 г, в другой до 100 г. Времена этого нарастания, конечно, не могут быть равны, так как мышечное сокращение происходит постепенно, и тем более, что сокращающаяся мышца, как известно, растяжимее покоющейся, стало быть в нашем примере в первый момент сокращения мышц их эластические напряжения становятся, строго говоря, менее 20 и 40 г.

Итак, нарастание периода скрытого раздражения мышцы с усилением ее отягощения зависит единственно от эластических свойств сокращающегося органа. Обратимся теперь к самой кривой. Часть ее от *i* до *a* обращена выпуклостью к абсциссе, участок *ab* — наоборот, *bc* — снова вогнут. Что значат эти изменения хода кривой? Не забудьте, на мышце во все время ее укорачивания висит тяжесть, которая в каждой точке кривой тянет мышцу с постоянной силой книзу, и вытягивающее действие ее тем значительнее, что сокращающаяся мышца, как вам известно, растяжимее покоющейся. А между

тем тяжесть поднимается кверху. Это, конечно, доказывает, что в начале движения развилась в мышце сила, преодолевшая действие тяжести. Пусть точка i (рис. 36), под совокупным влиянием этих противодействующих сил, пришла в первую единицу времени iK в точку a'. Если бы отсюда ей был сообщен со стороны мышцы толчок, который только уравновесил бы дальнейшее действие тяжести, то в другую единицу времени Kl точка i пришла бы в направлении прямой в точку a''. Если же толчок со стороны мышцы был сильнее действия тяжести, то, конечно, i стояло бы выше a'', например в a. Наоборот, если бы толчок мышцы был слабее действия тяжести, то i стояло бы ниже a'', например в a'''. Вообразите себе, что на точку i в бесконечно малые промежутки времени действуют со стороны сокращающейся мышцы толчки, превышающие действие тяжести: тогда она будет подниматься кверху по вогнутой линии; в противном случае, наоборот, по выпуклой. Итак, вогнутость ia кривой $iab'dB$ (рис. 35) показывает, что здесь движение ускорительное кверху; притом в каждой точке этого участка эластическое напряжение мышцы более повешенной на нее тяжести. В части кривой bc, наоборот, тяжесть поднимается с уменьшающеюся скоростью и эластическое напряжение мышцы здесь везде менее тяжести.

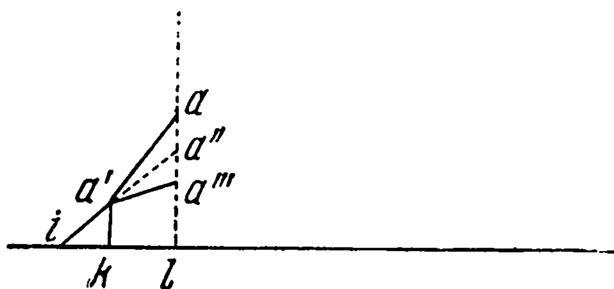


Рис. 36

После этого ясно, что на границе перехода вогнутости в выпуклость, в точке a эластическое напряжение мышцы должно быть равно тяжести. Подобными же рассуждениями легко дойти до объяснения значения выпуклостей и вогнутостей в нисходящей части кривой $iabcdB$, т. е. в части ее, лежащей по другую сторону наибольшей высоты мышечного сокращения. Там вогнутость показывает опускание тяжести с уменьшенной скоростью, а выпуклость с увеличивающеюся.

После сказанного уже нетрудно понять, что́ в миографической кривой досталось на долю сил, развившихся в мышце ее раздражением, и что́ произведено эластическими свойствами мышечной ткани. Без отягощения мышцы участок *ia* поднимался бы над абсциссой круче, чем теперь; выпуклость *bc*, может быть, сгладилась бы вовсе, но во всяком случае стала бы площе; наконец, в нисходящей части миографической кривой не было бы тех резких периодических колебаний около изменчивых положений равновесия (точки перехода от выпуклостей к вогнутостям), которые замечаются теперь Колебания эти имеют в самом деле совершенно характер колебаний эластической нити, которая была растянута подпертою тяжестью, и подпорка вдруг отнята. Нить в первый момент сильно растягивается, ее эластическое напряжение заходит за пределы, соответствующие тяжести; от этого она снова укорачивается; здесь укорочение опять заходит за пределы, соответствующие удлинению данной тяжестью, — новое растяжение и т. д.

Итак, теперь мы имеем уже право думать, что независимо от побочных колебаний сила, развиваемая в мышце ее раздражением, постоянно нарастает до моментов, предшествующих непосредственно наибольшему укорочению мышцы. Здесь же механический эффект возбуждения совершенно прекращается.

Теперь остается сказать несколько слов о трении внутри мышцы.

Трение вообще противодействует движущей силе, притом оно пропорционально величине движения. Следовательно, в восходящей части миографической кривой трение противодействует силе поднятия тяжести, и больше в вогнутых частях, чем в выпуклых. В нисходящей же части кривой мышечного сокращения это самое трение противодействует тяжести, растягивающей мышцу. Что касается до величины внутримышечного трения, то уже многочисленность колебаний в нисходящей части кривой показывает, что она должна быть незначи-

тельна. Следовательно, вообще трение уменьшает несколько высоту поднятия тяжести, но формы кривой не изменяет. Она остается той же и при действии индукционными ударами не на мышцу, а на ее нерв. Разница вся в том, что здесь, конечно, удлиняется период скрытого раздражения на то количество времени, которое нужно для передвижения возбуждения по нерву от места его раздражения до мышцы. Таким образом, опыт показывает, что возбуждение мышечной ткани остается в сущности одинаковым, будет ли она раздражаема прямо или через посредство своих нервов. Далее мы узнали, что быстрота распространения возбуждения по нерву несравненно больше, чем по мышечному волокну; и, наконец, сейчас увидим, что молекулярное движение, вызванное в нерве электрическим ударом, не прекращается вместе с механическим эффектом, произведенным им, т. е. когда мышца при своем сокращении достигла наибольшего укорочения, а продолжается и далее. Если в самом деле считать круглыми средними числами, то время скрытого раздражения при действии индукционным ударом продолжается около $^1/_{100}$ сек., время укорачивания и растяжения мышцы $^1/_6$ сек. Следовательно, круглым числом от начала индукционного удара (продолжительность самого удара считать нечего, потому что она, как вам известно, очень мала) до конца мышечного сокращения проходит менее $^1/_5$ сек., а молекулярное движение, вызванное в нерве этим ударом, продолжается, как сейчас увидим, 2—3 сек. и более. Относящиеся сюда явления, к описанию которых мы теперь приступаем, известны в науке под именем «последовательных изменений нерва за прекращением непосредственного эффекта его раздражения». Для краткости мы будем называть эти изменения «следами раздражения».

Чтобы выяснить вам разом, в чем здесь дело, напомню общеизвестные факты из физиологии зрительного нерва. Световое впечатление на сетчатую оболочку нашего глаза, как бы коротко оно ни было, но если достаточно сильно, не исчезает вместе с прекращением светового влияния, а оставляет в на-

шем глазу след, длящийся более или менее, смотря по силе светового впечатления. Этим объясняют известный вам, конечно, факт, что светящееся тело, быстро двигающееся перед глазом, оставляет в нем ощущение непрерывной светлой линии. Еще же яснее выражается последующее изменение зрительного нерва тем, что если после быстрого, но достаточно сильного светового впечатления, закрыть глаза, то на темном поле зрения видится еще более или менее долго образ светящегося тела, подействовавшего на глаз. Так, если вечером в комнате, где горит свечка, закрыть на одну или две минуты глаза, чтобы дать успокоиться зрительному нерву от предшествовавших световых впечатлений, потом, открывши их, посмотреть не более 1 сек. на свечку и снова закрыть, то на поле зрения долго еще рисуется образ пламени, во всех отношениях сходный с образом при действительном действии горящей свечи на сетчатую оболочку. Этот световой след называется положительным, подобно тому, как у фотографов принято называть световой отпечаток предмета, соответствующий последнему во всех своих освещенных и отененных частях, положительным, в отличие от отрицательного образа, где темные части отпечатка соответствуют светлым предмета, и наоборот.

Посмотрим же, не существует ли и в движущем нерве чего-нибудь подобного тому, что сказано относительно зрительного. В нашем глазу, при быстром движении перед ним светящегося тела, рисуется непрерывная светлая линия, потому что частные световые впечатления, производимые этим телом в короткие промежутки времени его движения, суммируются между собою. Если в движущем нерве молекулярные движения от электрического удара не прекращаются вместе с мышечным сокращением, то и здесь должно происходить суммирование частных эффектов электрических ударов, следующих друг за другом в короткие промежутки времени, и суммирование это должно выразиться тем, что с каждым последующим ударом величина мышечного сокра-

щения должна возрастать. Так и есть на самом деле, как показали опыты Вундта. Он клал движущий нерв на электроды, не дающие поляризации, связывал мышцу с миографом и сообщал нерву то ряд нисходящих, то ряд восходящих индукционных ударов, отстоящих друг от друга на несколько секунд, так что каждый новый удар нерву следовал у него уже по окончании предшествовавшего мышечного сокращения. При обоих направлениях ударов он нашел, что эффекты их сначала суммируются, т. е. мышечное сокращение с каждым новым ударом возрастает, потом наступает период времени, когда новые удары в том же направлении уже не увеличивают, а постоянно уменьшают величину мышечного сокращения, так что последнее, наконец, совершенно исчезает. Если же в период нарастания величины мышечного сокращения от повторных ударов в одном и том же направлении действовать на нерв рядом меняющихся по направлению электрических ударов, то при слабой силе тока мышечного сокращения вовсе не бывает. Это значит, что каждый слабый электрический удар известного направления оставляет по себе в нерве такое изменение, при котором он может быть возбужден непосредственно только ударом в том же направлении. Однако эта нечувствительность нерва к ударам противоположных направлений продолжается недолго, особенно если он раздражался в начале восходящими токами. Как бы то ни было, а из опытов Вундта следует, что и в движущем нерве раздражение оставляет положительный след, другими словами: движение, вызванное в нерве электрическим ударом, остается в сущности таким же несколько времени спустя по окончании непосредственного эффекта раздражения. Результаты Вундта можно подтвердить чрезвычайно просто и наглядно, если есть под руками индукционный аппарат, которым можно производить по произволу ряд индукционных ударов в одном и том же или в постоянно меняющихся направлениях. Стоит только найти ту силу отдельных ударов, при которой едва начинает появляться мышечное сокра-

щение, и потом действовать на нерв рядом этих самых ударов. Если они однородны по направлению, то сокращение должно усиливаться, в противном случае оно исчезает. Но результаты Вундта можно показать и на аппарате Дюбуа-Реймона, несмотря на то, что в нем можно получать лишь ряд ударов, постоянно меняющих свое направление*. Дело здесь в том, что при слабых индукционных ударах, действующих на нерв, физиологически деятельны, т. е. производят сокращение, только те из них, которые соответствуют размыканию первой спирали, что зависит, может быть, от меньшей продолжительности размыкательных ударов в сравнении с замыкательными; другими словами — от быстрейших колебаний силы тока в первом случае. Как бы то ни было, но после сказанного ясно, что при пуске в ход молотка Вагнера при далеком отстоянии второй спирали от первой в индукционном аппарате Дюбуа, нерв возбуждается лишь токами, соответствующими размыканиям первой спирали, т. е. ударами, имеющими одно и то же направление, хотя между каждым из них существует ток противоположного направления, соответствующий замыканию 1-й спирали. Ясно, что эффекты размыкательных ударов должны суммироваться в нерве и мышечное сокращение должно возрастать в сравнении с теми отдельными мышечными сокращениями, которые

---

* В этом аппарате ток первой спирали прерывается известным из учебников физики молотком Вагнера. Когда последний в действии, то цепь первой спирали попеременно замыкается и размыкается, следовательно во второй являются токи противоположных направлений. Когда хотят действовать не рядом, а отдельными индукционными ударами, получаемыми при замыкании и размыкании первой спирали, то молоток приводится в тесное соприкосновение с находящимися под ним столбиками мягкого железа посредством винта, опирающегося на средину рукоятки молоточка, а проволока, идущая к концам первой спирали от электродвигателя, в каком-нибудь месте прерывается, и концы ее погружаются в чашечку со ртутью. Вынимание одного конца проволоки из ртути производит размыкание тока первой спирали, опускание же его — замыкание.

получаются при действии на нерв отдельными размыкательными ударами. Это всегда так и бывает; но замечательно, что результат суммирования отдельных ударов высказывается резко лишь в том случае, если электроды лежат ближе к мышце, чем к центральному концу нерва. Другую сторону опытов Вундта, т. е. уменьшение величины мышечного сокращения от действия на нерв токами переменных направлений, можно показать наглядно при непосредственном раздражении мышцы электрическими ударами. Здесь уже нужны более сильные токи, чем в рассмотренном нами случае (мышца менее раздражительна, чем нерв); следовательно, влияние замыкательных ударов становится уже ощутительным, когда играет молоток, хотя мышца при той же силе тока и не отвечает сокращением на отдельные замыкания первой спирали. В самом деле, если поставить вторую спираль так, чтобы при отдельных размыкательных ударах мышца едва начала сокращаться, и потом пустить молоток, то сокращение исчезает: нужно вторую спираль приблизить к первой, чтобы оно явилось.

Итак, молекулярное движение, вызванное как в нерве, так и в мышце электрическим ударом, продолжается несколько времени и после того, как мышечное сокращение прекратилось, притом оно во все это время по сущности остается одинаковым, по крайней мере до тех пор, пока величина мышечного сокращения не перестает нарастать под влиянием повторных ударов одного и того же направления. С наступлением же этого периода последовательное движение в нерве начинает приобретать противоположный характер — нерв становится чувствительным и к ударам противоположного направления, — след раздражения становится отрицательным. С последней модификацией нерва мы встретимся еще впоследствии и там будем говорить о ней подробнее, теперь же обратимся к практическому приложению найденных нами фактов.

XV

Столбняк от перерывистого тока на нерв и мышцу. — Перерывистое раздражение чувствующих нервов. — Вторичное мышечное сокращение с мышцы и нерва

Суммирование эффектов отдельных электрических ударов в нерве и мышце дает в руки физиологу могучее средство для изучения нервной и мышечной деятельности вообще. Можно сказать положительно, что ему обязана современная частная физиология нервной системы самыми блестящими своими открытиями. При помощи перерывистого тока определено многообразное влияние бродящего нерва на связанные с ним органы, открыто влияние нервов на кровеносные сосуды, на отделение слюны и пр. Для нас же перерывистый ток важен тем, что он дает возможность приводить нерв и мышцу в деятельное состояние на более или менее долгое время, так что является возможность изучать их и во время деятельности. В самом деле, если электрические удары, будут ли они однородны по направлению или нет, следуют по времени друг за другом так быстро, что мышечное сокращение, производимое каждым из них, не успевает прекратиться прежде, чем следует новый удар, то сокращение принимает характер постоянного — является столбняк. Эффект этот, при прочих равных условиях, тем сильнее, чем удары чаще и чем сильнее ток; последний влияет, разумеется, лишь до известной степени, т. е. когда мышечное сокращение достигло maximum, то усиление тока не имеет уже влияния на силу столбняка. Если изменять разом и частоту ударов и силу их, то мышечному сокращению можно придать с виду вполне характер тех постепенных движений, которые мы замечаем при сокращениях, производимых волею. И потому есть основание думать, что акт возбуждения нерва при движениях воли совершенно тождествен по сущности с тем, который производится в нерве действием на него перерывистого тока. На только что отре-

занном здоровом предплечии человека я раздражал перерывистым током n. ulnaris и видел чрезвычайно постепенное сгибание пальцев. В пользу этого сходства говорит еще и то обстоятельство, что под влиянием перерывистого тока мышца скоро устает и тогда сокращение из постоянного делается перерывистым: в мышце появляются по временам ослабления, она начинает дрожать. Произвольно сокращенная мышца, оставаясь долго в этом состоянии, представляет те же самые явления.

Мышечный столбняк происходит и в том случае, если вместо электрических ударов действовать на нерв рядом механических, настолько слабых, чтобы он не скоро убивался ими. Такой же эффект производит отравление стрихнином и многие химические раздражители, приложенные непосредственно к нерву; от действия последних столбняк не имеет, однако, столь постоянного характера, как от первых трех. Как бы то ни было, а из рассмотренных условий мышечного столбняка ясно следует, что в основе продолжительных волевых мышечных движений лежит непрерывный ряд молекулярных колебаний в нерве, длящийся по крайней мере столько же времени, сколько продолжается мышечное сокращение.

Для чувствующих нервов перерывистый ток представляет столь же могучего возбудителя, как и для движущих. И здесь замечается суммирование каждого отдельного удара не только по времени, но и по величине. В самом деле, перерывистый ток производит непрерывное чувство боли, и ощущение, вызванное им, значительно сильнее того, которое производит постоянный ток той же силы. Относительно зрительного нерва можно сказать то же самое. Но для последнего суммирование частных впечатлений по времени и величине можно доказать и перерывистым световым раздражением. Если на темном большом кругу *A* (рис. 37) сделать маленький белый *B* и вертеть первый быстро перед глазом, устремленным на *B*, то световое впечатление, производимое последним на сетчатую оболочку, повторяется с каждым новым оборотом.

При этом ощущение является в форме сероватого кольца. Если в окружности последнего сделать на темном кругу *A* новый кружок *D* и вертеть *A* с прежней скоростью, то световое впечатление на глаз повторяется вдвое скорее, и тогда кольцо, рисующееся на сетчатой оболочке, становится светлее, чем прежде.

Вот все факты, относящиеся до суммирования эффектов отдельных раздражающих ударов в нерве. Присматриваясь к ним, нетрудно заметить, что они непосредственно вытекают из первого условия перехода мышцы и нерва от покоя к деятельности, где было показано, что органы эти особенно легко возбуждаются колебаниями силы действующего на них раздражителя *. Поэтому разобранный нами отдел явлений не может представить новых выводов, которые могли бы бросить новый свет на одну из сторон нашего главного вопроса, т. е. на сущность акта нервного и мышечного возбуждения. Я позволил себе распространиться об этих явлениях потому, что они очень наглядно доказывают существование молекулярных движений в мышце и нерве, вслед за непосредственным эффектом их возбуждения, указывая притом на направление этих последовательных движений; главное же, по причине

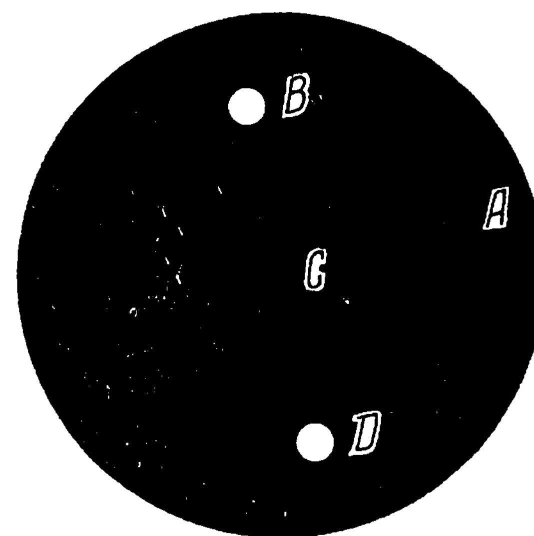


Рис. 37

* При рассматривании первого условия возбуждения чувствующих нервов были упомянуты лишь опыты с раздражением их электрическим током. Здесь я считаю нелишним напомнить другие, относящиеся сюда, общеизвестные факты. Термическое впечатление на чувствующие нервы кожи от одного и того же нагретого тела тем резче, чем сильнее была перед этим охлаждена кожа. Одно и то же световое впечатление действует на глаз тем сильнее, чем менее света падало перед этим раздражением на сетчатую оболочку. Всё это факты, указывающие на то, что нерв сильно возбуждается быстрыми и глубокими колебаниями степени раздражения.

громадной важности, которую приобрело в физиологии, и даже в практической медицине, действие на нервы и мышцы перерывистым током. А действие это, как вы видели, непосредственно вытекает из учения о суммировании эффектов отдельных электрических ударов в нерве и мышце.

Я только что сказал, что занимавший нас последний отдел явлений дал нам ясный намек на существование молекулярных движений в нерве и мышце при действии на них электрического удара. Кроме того, из так называемых положительных и отрицательных следов раздражения вы видели, что движение это, переживая время раздражения, продолжается, так сказать, или в прежнем, или в обратном направлении. Наконец, из измерений быстроты движения возбуждения по нерву, сделанных Гельмгольцем, вы узнали, что процесс этот сравнительно с движением света или электричества происходит очень медленно. Из всего этого нельзя, однако, составить себе ни малейшего понятия о сущности движения, вызванного в мышце и нерве электрическим ударом, и об его последствиях. Теперь именно настало время заняться этим вопросом. Уясним же себе прежде всего самый вопрос и посмотрим, какие у нас средства для решения его.

Электрический или всякий короткий раздражающий удар, сообщенный мышце или ее нерву, вызывает в них молекулярное движение, выражающееся особенно резко лишь до тех пор, пока мышца укорачивается. Естественно думать, что и сила молекулярного движения, вызванного ударом, растет только до этого момента, а затем быстро ослабевает. От начала раздражения нерва до конца мышечного укорачивания проходит менее $^1/_2$ сек.; следовательно, молекулярное движение в мышце и нерве от электрического удара можно представить себе как быстрое колебание какой-нибудь силы. А мы знаем, что движущий нерв в связи со своей мышцей представляет чрезвычайно чувствительный реактив на всякое быстрое колебание приложенной к нему силы. Попробуем же этот реактив и здесь. С другой стороны, естественно думать, что изменения,

вызываемые в нерве электрическим ударом, суть электрической натуры, тем более, что он действует здесь, как вы уже знаете, на электродвигателей. Можно думать a priori, что под влиянием электрического удара должны происходить быстрые изменения в электрических свойствах мышцы и нерва, и для определения их по силе и направлению мы имеем, конечно, средство в давно знакомом вам мультипликаторе. Инструмент, как вы знаете, не отличается особенной чувствительностью к быстрым колебаниям электрического тока; по крайней мере в этом отношении движущий аппарат лягушки значительно превосходит его (известно каждому, что разряд лейденской банки, где движение, а следовательно, и колебание тока до невероятности быстро, будучи пропущен через мультипликатор, оставляет стрелку в покое, а нервы возбуждает чрезвычайно сильно). Тем не менее, ради строгости метода, мы должны употребить в дело и мультипликатор.

Итак, посмотрим прежде посредством движущего аппарата лягушки, существуют ли, как сказано выше, быстрые движения в нерве и мышце при раздражении их электрическим ударом и какого рода эти движения.

Начнем с мышцы. Кладу нерв одного движущего аппарата на электроды от гальванической батареи, которой цепь может быть по произволу быстро замыкаема и размыкаема. На мышцу этого препарата кладу нерв другого в различных положениях (рис. 38), сначала так, чтобы он касался только мясной части продольной поверхности мышцы, потом так, чтобы он касался вместе с тем и сухожилия. Замыкаю цепь. При первом положении нерва второго аппарата на мышце первого вздрагивает только мышца, которой нерв непосредственно раздражается; при втором положении сокращаются обе. Видя эти два явления рядом, кому не придет в голову мысль, что при электрическом ударе по первому нерву покоющийся ток его мышцы, идущий от продольной мясной поверхности к сухожилию, претерпевает быстрое колебание. В самом деле, при первом положении нерва на мышце он замыкает собою

точки мышечной поверхности, не дающие тока, оттого здесь и не может быть колебания его. Но если наша мысль справедлива, то сокращение второго препарата должно происходить и в том случае, когда нерв его лежит разом и на продольной поверхности мышцы, будет ли она естественная или искусственная, и на искусственном поперечном разрезе; напротив того, сокращения не должно быть, если нерв касается только точек последнего, или точек искусственной продольной поверхности, лежащих симметрично относительно экватора мышцы. Все это так и есть. Следовательно, сомневаться нечего: электрический удар движущему нерву вызывает в связанной с ним мышце молекулярное движение, выражающееся, сверх мышечного сокращения, колебанием ее токов. Интересно посмотреть, суммируются ли эти колебания тока в мышце между собою при перерывистом раздражении нерва подобно тому, как суммируются при этом условии для наших глаз отдельные мышечные сокращения в непрерывный столбняк. Если да, то при действии на нерв первого аппарата перерывистым током сокращение второго должно происходить только в начале и конце этого действия, в промежутке между ними не должно происходить отдельных колебаний; если же нет, то мышца второго препарата должна прийти, как и первая, в непрерывный столбняк. Попробуем. Вы видите — обе мышцы в столбняке. Это заставляет думать, что колебания мышечного тока при перерывистом раздражении нерва имеют перерывистый характер; следовательно, и самый мышечный столбняк не есть полное слияние отдельных мышечных сокращений в одно общее, а ряд отдельных вздрагиваний, сливающихся между собою лишь для нашего тупого глаза. Сумма рассмот-

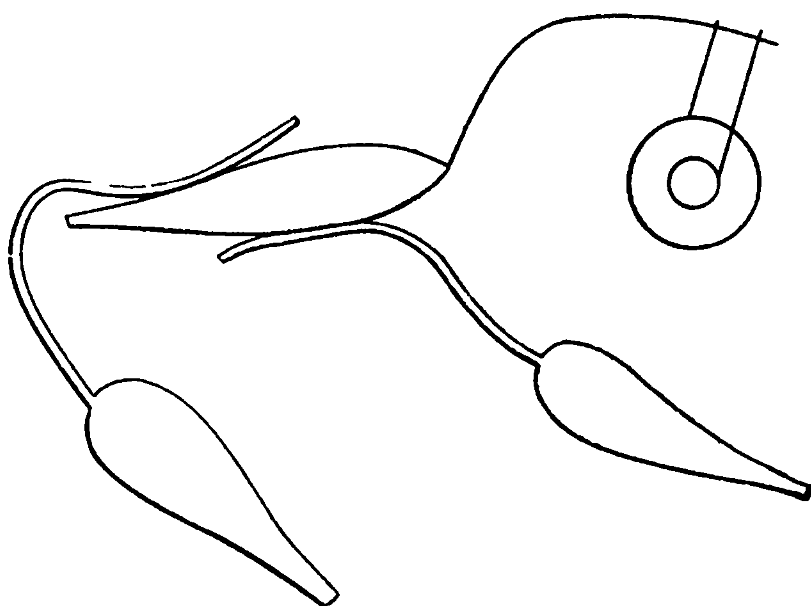


Рис. 38

ренных явлений известна в науке под именем вторичных сокращений с мышцы. Они открыты Маттеуччи, но значение их установлено трудами Дюбуа*.

Теперь посмотрим, не удастся ли получить того же с нерва. Один конец седалищного нерва лягушки (*aa*), отделенного от тела, кладу на электроды гальванической батареи, другой привожу в соприкосновение с нервом движущего аппарата (*bb*) так, чтобы последний касался разом и поперечного разреза и точки продольной поверхности первого нерва (рис. 39); или так, чтобы нервы касались друг друга лишь своими продольными поверхностями. Если место приложения электродов к первому нерву находится близко к месту соприкасания его со вторым, то при обоих положениях последнего получается вторичное и на вид одинаково сильное сокращение. Если же электроды лежат далеко от места соприкасания нервов, то ни в том, ни в другом случае сокращения нет. Молекулярное движение в нерве, вызванное электрическим ударом, отличается, как видите уже из этих двух опытов, от того, которое было замечено в мышце. Там отстояние электродов от мышцы не имело влияния на явления; притом вторичное сокращение было особенно сильно только в случае, когда нерв второго движущего аппарата замыкал собою точки мышцы, дающие при своей комбинации сильный ток. Здесь же и сильная (рис. 39) и слабая (рис. 40) комбинации не влияют на величину вторичного сокращения, — оно в обоих случаях остается одинаковым. Кроме того, при вторичном сокращении с мышцы незаметно было влияние направления раздражающего тока на оси нерва: каждый раз, как вздрагивала первая мышца, сокращалась и вторая. Здесь же влияние это ясно.

* Есть очень красивая форма опыта вторичного сокращения с мышцы: живому кролику вскрывают грудную полость, обнажают сердце от сумки и кладут на сердечный желудочек нерв движущего аппарата лягушки таким образом, чтобы он касался разом верхушки и передней стенки. Мышца лягушечьего аппарата при каждой систоле желудочка вздрагивает.

Вот форма опыта, очень удобная для демонстрации этого влияния (рис. 41). Нерв одного движущего аппарата кладется на электроды батареи, состоящей по крайней мере из двух больших элементов Даниэля; рядом с ним, как можно ближе

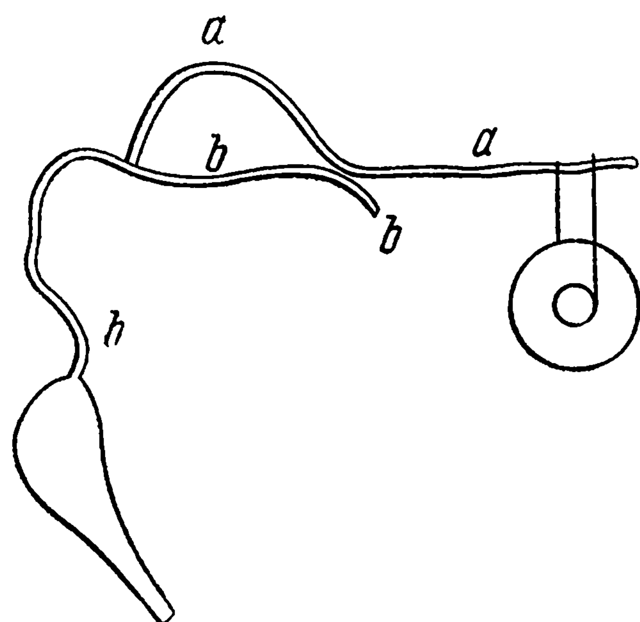


Рис. 39

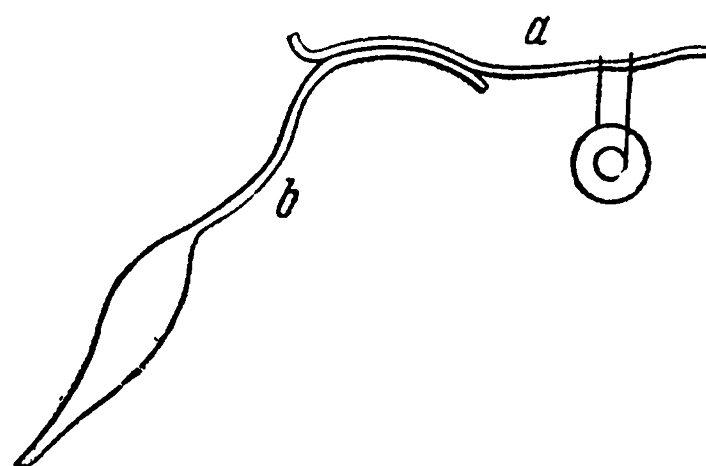


Рис. 40

к электродам, нерв другого движущего аппарата *b*. Если ток относительно оси первого нерва имеет восходящее направление, то мышца *a* вздрагивает при замыкании тока значительно слабее, чем при размыкании (если взять ток сильнее, то замыкательного сокращения в *a* вовсе не бывает), *b* же, наоборот, при размыкании тока иногда даже вовсе не вздрагивает. Если ток по нерву движущего аппарата *a* будет нисходящий, то мышца его сокращается сильнее при замыкании, чем при размыкании, *b* же снова наоборот. Противоположность явлений, представляемых непосредственно и вторично раздражаемым нервом так резка, что невольно бросается в глаза. Как будто оба эти нерва раздражались в одно и то же время токами противоположных направлений, т. е. один—восходящим, другой—нисходящим, или наоборот. Объяснение этих явлений впереди; но и теперь уже можно сказать с достоверностью следующее: электрический удар вызывает в нерве быстрое молекулярное движение, отличное от того, которое

сопровождает в мышце акт ее сокращения и которое заключается, как мы видели, в колебании силы мышечных токов. Вторичный столбняк с нерва, раздражаемого перерывистым током, тоже получается. Но и здесь условия не те, как при вторичном столбняке с мышцы: опять вторично возбуждаемый нерв должен лежать очень близко к электродам, притом в каком угодно положении относительно непосредственно раздражаемого нерва, лишь бы они касались между собою в нескольких точках. Как бы то ни было, а вторичный столбняк с нерва все-таки указывает, что движения, вызываемые в нерве перерывистым током, имеют перерывистый характер.

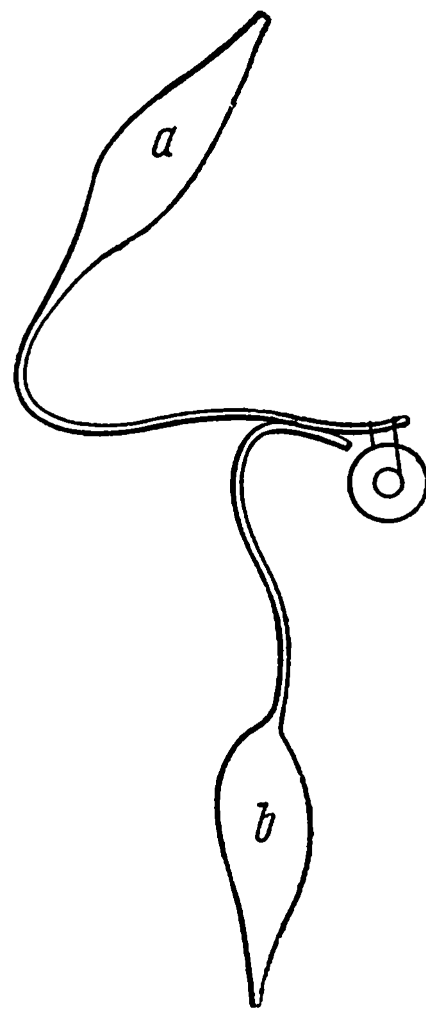


Рис. 41

Зависимость удачи всех этих опытов от близости места соприкасания нервов к месту приложения электродов может легко подать повод думать, что при раздражении первого нерва замыканием и размыканием гальванического тока последний ветвится от электродов в стороны и какая-нибудь ветвь его заползает, так сказать, и на вторично возбуждаемый нерв. В таком случае оба нерва раздражались бы электрическим током непосредственно. Опровергнуть такое предположение, однако, очень легко: стоит только перевязать первый нерв между местом приложения к нему электродов и ближайшей точкой соприкасания второго нерва, тогда вторичного сокращения нет (потому что возбуждение нерва ниже лигатуры невозможно), а оно должно было бы быть, если бы было обязано своим происхождением ветвлению тока, потому что лигатура не мешала бы последнему. При вторичном столбняке первый нерв раздражается индукционными токами, и потому здесь близость второго нерва к электродам может подать повод к мысли, что вторичный столбняк обязан своим проис-

хождением так называемым однополюсным сокращениям. Убедиться в том, что и это несправедливо, очень легко. Стоит только принять всевозможные предосторожности против однополюсных сокращений, т. е. тщательно изолировать от земли как движущие аппараты, так и весь круг вторичной спирали. Всего лучше изолировать мышцы с нервами и индукционный аппарат с приводами его вторичной спирали стеклом. Тогда однополюсные сокращения невозможны, а вторичный столбняк все-таки есть.

Теперь обращаю ваше внимание на одно обстоятельство, о котором еще не было речи. В формах опыта вторичного сокращения с нерва, представленных на рис. 39 и 40, не было упомянуто, который из концов непосредственно раздражаемого нерва *a*, центральный или периферический, кладется на электроды и который приводится в соприкосновение с другим нервом. Теперь скажу, что для удачи опыта это все равно. Обстоятельство это не лишено значения. Если бы седалищный нерв, который употребляется нами при опытах, состоял из одних движущих волокон, то оно указывало бы или на различие между молекулярным движением в нерве, лежащим в основе его возбуждения, и тем, которое производит в соседнем движущем аппарате вторичное сокращение; или, предполагая тождество обоих актов движения, обстоятельство это показывало бы, что возбуждение может идти по движущим нервным волокнам не только от центра к периферии, как это принимает физиология, но и наоборот. В самом деле, когда нерв *a* лежит на электродах центральными концами, то молекулярное движение по длине его от электрического удара, производящее вторичное сокращение, совпадает по направлению с обыкновенным ходом возбуждения по движущему волокну; если же нерв *a* лежит на электродах противоположным концом, то молекулярное движение существует, как показывает присутствие вторичного сокращения, но оно идет по первому нерву уже от периферического конца к центральному, следовательно, обратно к нормальному

ходу возбуждения по движущим волокнам. Но в наших опытах нерв *a* смешанный, и потому можно еще думать, что при положении его на электродах центральным концом электрический удар возбуждает только движущие волокна, а при обратном положении только чувствующие, и что вторичное сокращение в обоих случаях есть лишь следствие возбуждения одного из этих двух родов волокон. Всякий согласится, конечно, что все эти вопросы очень важны, следовательно, стоит похлопотать об их решении. К счастью, это очень нетрудно. Отравляя животное кураре или атропином, мы имеем средство парализовать в седалищном нерве лягушки только движущие волокна, — нерв перестает быть физиологически смешанным, делается чисто чувствующим. В таком нерве при раздражении его центрального конца движения возбуждения по движущим волокнам быть не может, потому что они парализованы, по чувствующим оно, повидимому, тоже невозможно, потому что возбуждение должно двигаться от центра к периферии. А между тем если седалищный нерв отравленного животного положить центральным концом на электроды и привести с ним в соприкосновение нерв движущего аппарата, взятого от неотравленного животного, то мышца сокращается вторично при электрических ударах первому нерву. Если опыт делать в форме изображенного на рис. 41, где непосредственно раздражаемый движущий аппарат отравлен, а другой нет, то первый при электрических ударах может и не вздрагивать, а второй сокращается. Эти опыты ясно указывают, что молекулярное движение в нерве, вызывающее вторичное сокращение, не тождественно с тем, которое лежит в основе акта нервного возбуждения; следовательно, нет никакой причины противиться мысли, что первого рода движение может происходить в обоих видах нервных волокон в обоих направлениях, т. е. от центра к периферии, и наоборот. Впрочем, различие между обоими родами движения следует уже и из того, что производящее вторичное сокращение сильно только близ места раздражения нерва (вторич-

ное сокращение удается лишь в том случае, если второй нерв касается с первым близко к электродам), а с удалением от последнего быстро ослабевает, тогда как другое, как вы знаете из третьего условия возбуждения нерва электрическим током, напротив, нарастает с удалением от места раздражения. Итак, молекулярное движение в нерве, производящее вторичное сокращение, есть лишь спутник того, которое лежит в основе акта нервного возбуждения.

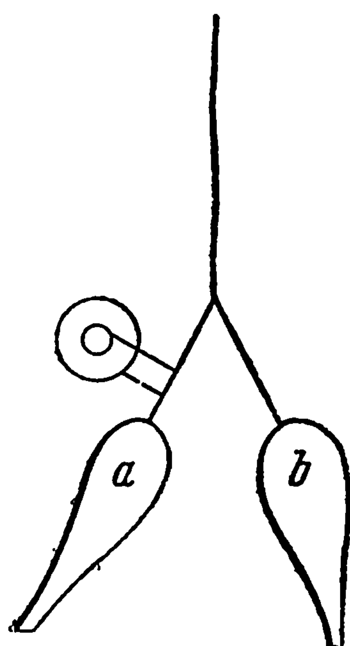


Рис. 42

В заключение этой лекции покажу вам опыт вторичного сокращения с нерва, очень странный по форме и могущий на первый взгляд дать повод думать, что закона изолированного движения возбуждения по нервному волокну не существует. Явление это названо Дюбуа парадоксальным сокращением. Седалищный нерв лягушки, не доходя до подколенной впадины, делится на две главные ветви, из которых наружная (если смотреть на животное со спины) рассыпается во всех мышцах голени, за исключением икряной. Если седалищный нерв перерезать где-нибудь на бедре и раздражать электрическим током упомянутую наружную ветвь его (смотри схематический рис. 42), то вместе с *a* сокращается и *b*, т. е. сокращается и икряная мышца. Объяснять происхождение этого явления после всего сказанного, кажется, нечего. Равным образом и доказывать, что оно не опровергает закона изолированного движения возбуждения по нервному волокну не для чего с тех пор, как вы убедились, что движение возбуждения по нерву и то, которое вызывает вторичное сокращение, суть две вещи разные.

XVI

Изменение раздражительности в нервах при отделении их от тела.— Изменение электродвигательных свойств нервов и мышц под влиянием электрического удара

Теперь следовало бы говорить об изменении электродинамических свойств нервов и мышц под влиянием электрического тока, приложенного к ним в различной форме; но прежде, чем я приступлю к этому отделу нашего учения, считаю необходимым показать, насколько влияет отделение мышц и нервов от тела на все рассмотренные нами до сих пор явления, представляемые этими органами под влиянием электрического раздражения. Без этого небольшого отступления вопрос, не суть ли рассмотренные нами явления трупные, остался бы долго еще не решенным, а через это страдало бы, конечно, доверие ваше к физиологическому значению не только уже изложенных фактов, но и тех, которые предстоит разбирать К счастью, отделение нервов и мышц от тела производит очень мало изменений в явлениях их деятельности под влиянием раздражения: до сих пор найдено только одно, и оно заключается в том, что нерв при этом условии становится раздражительнее. Показать это на опыте очень легко. Лягушка укрепляется на доске спиною кверху, ствол седалищного нерва обнажается и под него кладутся на стеклянную или каучуковую пластинку (чтобы ток проходил только через нерв) проволочные электроды от вторичной спирали индукционного аппарата. Нерв раздражается отдельными ударами и замечается наибольшее отстояние вторичной спирали от первичной, при котором начинает показываться мышечное сокращение. Если перерезать тогда нерв выше места приложения электродов, то новые удары дают уже значительно сильнейшее сокращение. Это усиление раздражительности продолжается средним числом минут 10 (если приток крови к нерву не существует); потом нерв начинает умирать, что выражается постепенным ослаблением того же свойства до окончательного

исчезания. Последний процесс идет в движущих волокнах нерва от центрального конца к периферическому, так что когда раздражение около первого уже недеятельно, удар нерву близ мышцы вызывает еще в последней сокращение. Кроме того, умирающий нерв отличается от нормального еще по отношению возбуждаемости восходящим и нисходящим токами. Для нормального нерва вы знаете это отношение из таблицы Пфлюгера, приведенной в XI лекции. Для умирающего же подобные таблицы были составлены уже Риттером и Нобили. Я привожу последнюю. Нерв раздражается током средней силы.

		Нисходящий ток	Восходящий ток
1-й период	замыкание	сокращение	сокращение
	размыкание	сокращение	сокращение
2-й период	замыкание	сильное сокращение	покой
	размыкание	слабое сокращение	сильное сокращение
3-й период	замыкание	сильное сокращение	покой
	размыкание	покой	сильное сокращение
4-й период	замыкание	сокращение	покой
	размыкание	покой	покой

Первый период соответствует, как видите, явлениям, замеченным Пфлюгером; значит, в этот период нерв еще нормален. Умирание его начинается со второго периода. Когда будет известно влияние постоянного тока на нервную раздражительность, то мы коснемся и этого ряда явлений, теперь же снова обратимся к замеченному нами усилению раздражительности нерва при отделении его от тела. В настоящее время существуют лишь косвенные попытки объяснить это явление; прямых, строгих опытов, которые решили бы дело, еще нет. Гарлесс, например, заметил, что как высоко, т. е. как близко к нервному центру ни перерезывался бы ствол нерва, раздражительность последнего возрастает; такой же эффект имеет, по его наблюдениям, и перерезка передних корешков спинного мозга, образующих данный нерв. Если же, сохранив последние, перерезать только соответствующие зад-

ние корни, то получается будто бы уменьшение величины мышечного сокращения. На основании этих наблюдений, в подмогу которым приводится известный в патологии факт, что при параличе чувствующих нервов конечности ослабляется и движение последней, Гарлесс думает, что из спинного мозга по движущим волокнам нерва существует на связанные с последним мышцы влияние, подобное действию бродящего нерва на сердце, т. е. умеряющее движение; влияние же чувствующих волокон, идя путем рефлекса, есть обратное, т. е. усиливающее движение. С точки зрения Гарлесса выходило бы, следовательно, что нерв при отделении его от тела, или определеннее — от нервного центра, освобождается из-под влияния, умеряющего движение, оттого и делается раздражительнее. Опыты Гарлесса, однако, никем еще не проверены (когда мне случалось делать эти опыты на лекциях, то я всегда получал противоречивые результаты), и заключения из них так смелы (чтобы не сказать более), что не могут быть приняты за объяснения усиления раздражительности нерва при его отделении от тела. Другое объяснение того же самого явления принадлежит Шиффу; оно на взгляд правдоподобнее: при раздражении нерва, не отделенного от тела, молекулярное движение в нем распространяется от места раздражения в обе стороны, т. е. к периферии и центру; перерезка нерва значительно укорачивает часть последнего пути, следовательно уменьшает вообще число материальных частичек, которым должна передаться живая сила возбуждения; от этого в местах, где движение возбуждения осталось, оно должно стать сильнее. Есть, однако, опыты еще не совсем конченные, и потому необнародованные, которые доказывают, что предположение Шиффа несправедливо. На основании этих опытов можно думать, что усиление раздражительности нерва при отделении его от тела зависит от тех молекулярных движений в периферическом отрезке этого органа, которые оставляет по себе акт его перерезывания.

Других изменений при отделении мышц и нервов от тела, как уже было сказано, не найдено*. Можно сказать, напротив, что чем свежее нерв и мышца, т. е. чем они нормальнее, тем резче высказываются все рассмотренные нами до сих пор явления, представляемые этими органами при раздражении их электрическим током.

Обеспечив, таким образом, физиологическое значение за собранным нами материалом, можно уже с чистой совестью приступить к изложению влияния электрического тока на электродинамические свойства нервов и мышц. Надеюсь, вы помните, что и в предстоящем изыскании нами будет руководить одна общая мысль — разъяснить по возможности вопрос о сущности нервного возбуждения. Начнем же с влияния электрических ударов, по возможности коротких, следовательно, индукционных. План опытов очень прост. Если изучаются явления, представляемые одним нервом, то вырезывается у лягушки седалищный нерв, по возможности по всей его длине; один конец нерва кладется на подушки мультипликатора во всевозможных деятельных и недеятельных электродвигательных комбинациях, другой — на близлежащие, приличной формы и занимающие как можно меньше места, металлические электроды от вторичной спирали индукционного аппарата, близко придвинутой к первичной. Последнее необходимо, чтобы иметь уверенность в том, что действуют силой тока, действительно возбуждающей нерв. Но так как при этом условии и по близости электродов к подушкам мультипликатора является возможность электрических разрядов через нерв (дающих однополюсное сокращение), которые проходили бы по проволоке мультипликатора, то для избежания их следует изолировать от земли весь круг вторичной спирали. Если же исследуется мышца, раздражаемая через

* Некоторые из явлений, рассмотренных нами на органах, отделенных от тела, не были еще испытаны на тех же органах в связи с нервным центром; например, пфлюгеровский мышечный столбняк и измерение быстроты движения возбуждения по нерву.

нерв, то форма опытов остается та же, разумеется, за исключением того, что здесь на подушки мультипликатора кладется мышца. Притом при этих опытах необходимо принять в соображение, что при каждом электрическом ударе нерву мышца вздрагивает, следовательно, ездит точками своей поверхности по подушкам мультипликатора. Последнее обстоятельство уже само по себе может дать повод к колебаниям магнитной стрелки, и потому необходимо устранить его. Для этого употребляют маленький снаряд, изображенный на рис. 43 вместе с вложенной в него икряной мышцей лягушки, которую он так растягивает, что мышца, при своем сокращении, не может укорачиваться. Весь этот снарядец, за исключением раздвоенных концов, между которыми вставляется мышца, металлический; концы же эти для изолирования мышцы сделаны из слоновой кости. Дальнейшее устройство понятно из чертежа. В этом аппарате можно укрепить только икряную мышцу лягушки. Она препаруется так, что нижний ее конец оставляется в связи с пяточной костью, а верхний — с нижней частью бедренной. Мышца приводится в соприкосновение двумя точками своей продольной поверхности с главными подушками мультипликатора посредством вспомогательных (см. рис. 9). Для опытов с непосредственным раздражением мышцы электрическим ударом икряная, по значительной толщине, не годится, стало быть и вытягивающий мышцу снарядец не может быть употреблен в дело, потому что чем толще мышца, тем более условий для прохождения по проволоке мультипликатора ветвей тока, распространяющегося от места приложения электродов в стороны. Всего лучше брать для этих опытов n. sartorius лягушки, которого один конец кладется на концы мультипликатора, другой — на электроды.

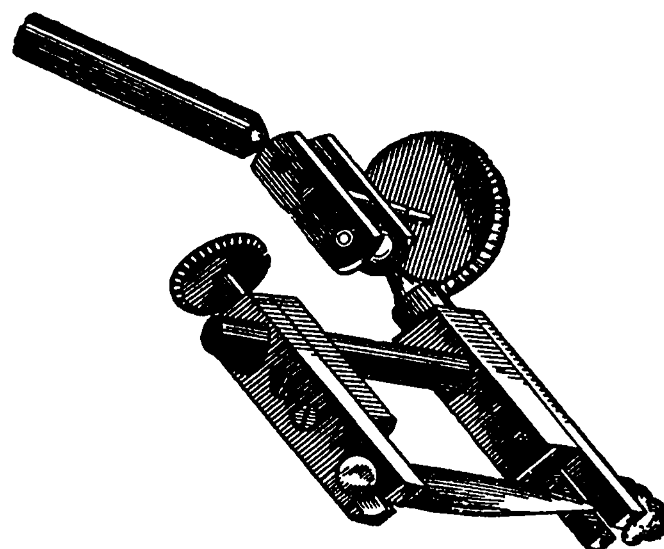


Рис. 43

Итак, действуя описанным образом на нерв и мышцу индукционными ударами, замыкательными или размыкательными — все равно, нетрудно убедиться, что изменений в отклонении стрелки никаких не бывает. А из явлений вторичного сокращения с мышцы и нерва вы уже знаете, что при раздражении этих органов индукционными ударами в них происходят ясные изменения. Как же объяснить себе отрицательные показания мультипликатора? Что-нибудь одно: или изменения, вызываемые в мышце и нерве индукционным ударом, не электрической натуры, или наш инструмент недостаточно чувствителен для показания этих летучих изменений. Вы уже, конечно, знаете последний недостаток за мультипликатором и потому посмотрим на опыте, насколько он в самом деле туп к индукционным ударам, длящимся, как известно, очень незначительное время.

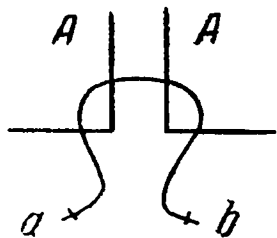


Рис. 44

На подушки мультипликатора *AA* (шематический рис. 44) я кладу нитку *ab*, смоченную цинковым купоросом, концы же последней кладу на цинковые концы электродов, идущих от вторичной спирали индукционного аппарата. Ясно, что каждый индукционный удар должен проходить по нитке или от *a* к *b*, или наоборот; следовательно, каждый удар должен давать ветвь тока в проволоку мультипликатора, которая должна действовать на магнитную стрелку. А между тем вы видите, что последняя при отдельных ударах остается покойной. Дело объясняется тем, что вообще магнитная стрелка мало чувствительна к токам, длящимся чрезвычайно мало времени; здесь же она вовсе нечувствительна к ним потому, что на стрелку действует не вся сила тока, а лишь незначительная часть последнего, ветвящаяся с нитки на проволоку мультипликатора, которая, конечно, представляет току больше препятствия, чем короткая нитка *ab*. То же самое может быть и при опытах с нервами и мышцами: и там на мультипликатор может действовать лишь часть того электрического движения, которое, может быть, происходит в нерве и мышце.

Если наши предположения справедливы, то должно получиться отклонение стрелки, если действовать на нитку или на один конец нерва не индукционным, а током гальванического элемента, так чтобы между замыканием и размыканием его проходило ощутительное время. Отклонение, как видите, в самом деле, происходит, и оно тем яснее, чем дольше ток действует на нерв.

Таким образом, мы пришли к изучению влияния постоянного тока на электродинамические явления мышц и нервов.

Сумма относящихся сюда явлений составляет особый отдел, которому Дюбуа-Реймон дал общее название учения о нервном электротоне. Смысл этого названия следующий: в то время, когда Дюбуа изучал действие постоянного тока на электродинамические свойства нервов и мышц, пфлюгеровский столбняк от постоянного тока не был еще известен, поэтому Дюбуа всячески старался провести параллель между актом возбуждения нерва электрическим током и электрической индукцией. В самом деле, нерв, как тогда думали, подобно индуцируемому проводнику, приходит в деятельное состояние только при начале и конце тока; в промежутке же между этими моментами, т. е. когда по индуцирующему проводнику движется электрический ток с постоянной силой, как нерв, так и индуцируемый проводник недеятельны. Конечно, состояния их и при этом условии должны быть сходны. Состояние индуцируемого проводника в то время, когда по индуцирующему движется электрический ток с постоянной силой, Фарадей назвал электротоническим; тем же именем назвал Дюбуа и состояние нерва под влиянием действующего на него постоянного тока. В настоящее время параллель между электрической индукцией и актом нервного возбуждения, как вы знаете, невозможна; следовательно, за словом «нервный электротон» остается лишь историческое значение. Тем не менее, как слово короткое, мы будем им пользоваться.

Приступим же к фактической стороне нервного электротона. Форма опытов здесь та же, которая описана при определении

влияния индукционных ударов на электрические свойства мышц и нервов, с тем, конечно, различием, что здесь раздражителем является постоянный ток (для ясности эффектов — не менее чем из двух больших элементов Даниэля). Для удобства опытов в круг последнего вводится еще извращатель тока, дающий возможность быстро следить за изменениями электродинамических эффектов при изменении направления действующего на нерв тока. Последний ток, для краткости, мы будем называть «поляризующим», и вы увидите впоследствии, на каком основании.

Начнем с самой деятельной электродвигательной комбинации нерва, т. е. положим один конец его на подушки мультипликатора поперечным и продольным разрезом, другой на электроды поляризующего тока. Прежде чем последний замкнут, получается отклонение магнитной стрелки, вызванное покоющимся нервным током. Жду, пока отклонение сделается постоянным. Замыкаю поляризующий ток. Видите — отклонение стрелки едва заметно увеличилось. Извращаю поляризующий ток — стрелка пошла немного назад. Ясно, что, смотря по направлению, поляризующий ток то усиливает, то ослабляет нервный. Интересно знать, не существует ли связь между направлениями обоих токов. Она в самом деле есть и выражается так: если поляризующий ток совпадает по направлению с нервным в части нерва, лежащей на подушках мультипликатора (т. е. от поперечного разреза нерва к продольной его поверхности), то последний усиливается; при обратном же направлении обоих токов — нервный ослабляется. При виде этих явлений у всякого может родиться мысль, что причина их лежит, может быть, в ветвлении поляризующего тока от электродов на часть нерва, сообщенную с мультипликатором. Тогда, в самом деле, было бы понятно и усиление нервного тока при совпадении его направления с поляризующим и ослабление в противоположном, случае — токи, действующие на магнитную стрелку, суммировались бы между собою алгебраически. Доказать,

однако, что ветвление тока не играет роли в видимых нами явлениях, очень легко: стоит только перевязать нерв между частью его, сообщенною с мультипликатором, и местом приложения к нему электродов, тогда ветвление поляризующего тока попрежнему возможно, а между тем нарастания и ослабления отклонения уже не получается. Сверх того, опыт показывает, что на мертвом нерве, где ветвление поляризующего тока опять-таки возможно, электротонических явлений не замечается.

Если нерв положен на подушки мультипликатора точками продольной поверхности, то явления при действии на другой конец его постоянным током остаются в сущности те же, как и описанные для наиболее деятельной электродвигательной комбинации нерва. Только нарастание и ослабление нервного тока выражаются здесь еще сильнее, чем там. Наконец, если нерв сообщен с мультипликатором недеятельными точками, т. е. лежащими симметрично относительно нервного экватора, то при поляризации его стрелка, бывшая до того на 0°, отклоняется, повидимому, сильнее, чем в обоих разобранных случаях, и направление этого отклонения указывает на развитие в части нерва, сообщенной с мультипликатором, электрического тока, совпадающего по направлению с поляризующим.

Все разобранные электротонические явления нисколько не зависят от того, который конец поляризуется и который сообщен с мультипликатором. Вы видите, следовательно, что мы имеем дело с движением в нерве, распространяющимся по его волокнам, как от периферии к центру, так и наоборот, с одинаковой легкостью.

Чтобы покончить с фактической стороной нервного электротона, остается определить, что делается при поляризации нерва с частью последнего, которая лежит от электродов в сторону, противоположную концу его, сообщенному с подушками мультипликатора. Другими словами, что делается с нервными токами по обеим сторонам электродов поляризую-

щего тока, когда последние приложены к середине нерва. Ответ на этот вопрос возможен уже из того, что нам до сих пор известно. В самом деле, нервный ток усиливается при совпадении его направления с поляризующим, и наоборот; в нерве же, как известно, нервные токи по обе стороны экватора имеют противоположное друг другу направление (от поперечных разрезов к экватору); следовательно, если

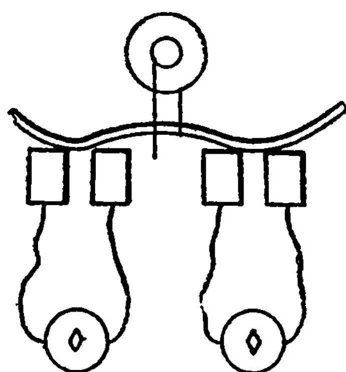


Рис. 45

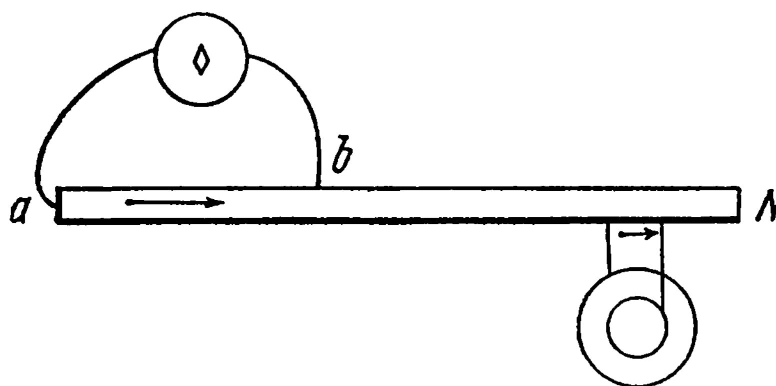


Рис. 46

электроды поляризующего тока приложены к середине нерва, то усиление нервного тока должно происходить в той половине его, где покоющийся нервный ток имеет одинаковое направление с поляризующим; в другой половине должно быть ослабление. Дюбуа, имея под руками два мультипликатора и очень больших лягушек, доказал это прямым опытом. Концы нерва были положены на подушки двух мультипликаторов, к середине же его приложены электроды постоянного тока [рис. 45]. На стороне, где нервный ток совпадал с поляризующим, отклонение стрелки усиливалось, с другой уменьшалось. Результат этот можно показать, впрочем, и на одном мультипликаторе. Стоит только в двух сравниваемых опытах, где нерв раздражается посередине и в неизменном направлении, класть его на подушки мультипликатора сначала одним, потом другим концом. В первом опыте получится усиление отклонения, в другом — наоборот.

Итак, нет сомнения: постоянный ток изменяет нерв таким образом, что по обе стороны места раздражения получаются противоположные электродинамические эффекты.

В заключение лекции привожу схематические изображения описанных электротонических опытов. На рис. 46, в части *ab* нерва *N*, сообщенной с мультипликатором, должно получиться усиление нервного тока. На рис. 47, напротив, ослабление.

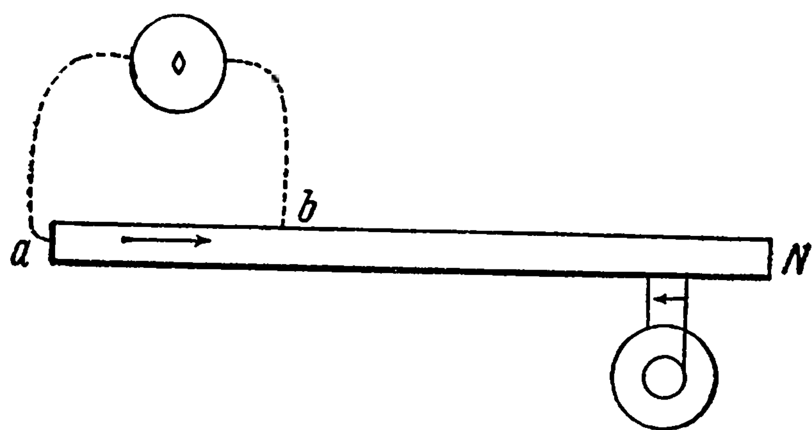


Рис. 47

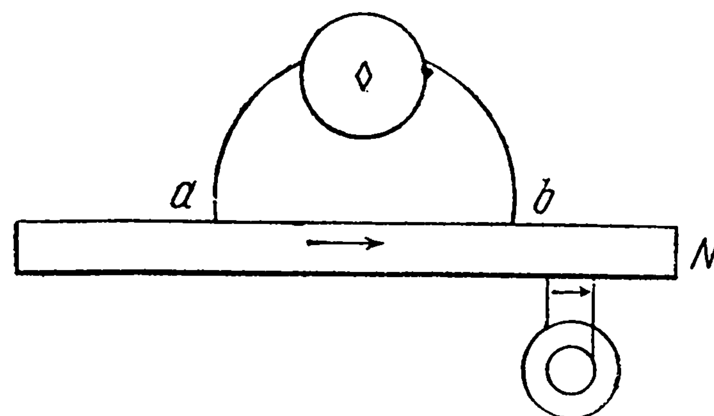


Рис. 48

Наконец на рис. 48 изображен опыт, где при поляризации нерва является ток между точками последнего, симметрично лежащими относительно нервного экватора.

XVII

Условия и теория нервного электротона. — Суммирование отдельных электротонических толчков. — Перерывистое раздражение. — Отрицательное колебание тока

Сегодня мы займемся определением обстоятельств, влияющих на электротонические явления нерва, виденные вами в прошлый раз. Обстоятельства эти, как вы сейчас увидите, сами по себе, — не по влиянию их на нервный электротон, — те же самые, которые были разобраны при изучении условий возбуждения нерва электрическим током. Поэтому было бы излишне вдаваться в подробности предстоящих опытов там, где приемы их сходны с изложенными уже прежде: только в случаях, где, по самой сущности дела, форма опыта должна быть отлична от прежней, я стану ее описывать.

Сила тока, при прочих равных условиях, стоит в прямом отношении к явлениям электротона. Найти предел этому усиле-

нию, однако, нельзя, потому что с возрастанием силы поляризующего тока является возможность ветвления его с электродов на часть нерва, сообщенную с мультипликатором. Точно так же нельзя найти и другого предела электротонических явлений, т. е. той силы тока, при которой они начинают выражаться отклонениями стрелки: здесь играет роль, так сказать, индивидуальность нерва; кроме того, самое определение было бы чрезвычайно относительно: оно имело бы смысл только для данного мультипликатора при данной степени чувствительности его астатической пары. Ток, идущий перпендикулярно к оси нерва, не вызывает в нем явлений электротона.

С удалением электродов поляризующего тока от точек соприкасания нерва с подушками мультипликатора электротонические явления чрезвычайно быстро ослабевают. Результат — совершенно противоположный тому, который замечен при тех же условиях относительно возбуждения нерва электрическим током.

С увеличением расстояния между электродами поляризующего тока (межполюсного пространства) явления электротона усиливаются. Результат этот прямым опытом получить невозможно. Если, в самом деле, оставлять электрод, ближайший к части нерва, сообщенной с мультипликатором, неподвижным, а отодвигать более удаленный от нее (делать противное, конечно, непозволительно, потому что электроды приблизились бы тогда к части нерва, сообщенной с мультипликатором, и в явление вмешивалось бы предыдущее условие, усиливающее само по себе электротонические явления), то электротонические явления не только не усиливаются, но, напротив, ослабевают. Причина этому лежит однако в том, что с увеличением межполюсного пространства значительно увеличивается величина препятствия в цепи поляризующего тока, который, следовательно, ослабевает. Чтобы компенсировать это ослабление, Дюбуа вводил в цепь поляризующего тока чрезвычайно большое препятствие, в сравнении с которым

нарастание сопротивления в цепи, происходящее от увеличения межполюсного пространства, уничтожалось, и брал тогда, конечно, значительное число гальванических элементов (12 маленьких Грове). При такой форме опыта он получил усиление электротонических явлений с увеличением межполюсного пространства. Того же результата он достиг еще другим образом. В двух сравниваемых опытах расстояние между электродами поляризующего тока оставалось неизменным, но при втором он перевязывал нерв посредине между электродами мокрой ниткой. От перевязки нерва, как он убедился опытом, сила поляризующего тока, следовательно, и препятствие в цепи не изменилось (последнее скорее увеличилось, чем уменьшилось), возбуждение же нерва, вызывающее электротоническое движение в части его, сообщенной с мультипликатором, стало возможным теперь только между лигатурой и ближайшим к мультипликатору электродом; пространство это (межполюсное), конечно, меньше, чем в первом опыте, и электротонические явления здесь слабее, чем там.

Влияния расстояния между точками соприкасания нерва с подушками мультипликатора на силу электротонических явлений определить нельзя, потому что с увеличением и уменьшением этого пространства, независимо от появления прочих обстоятельств, влияющих на степень отклонения магнитной стрелки, изменяется расстояние между электродами и частью нерва, сообщенной с концами мультипликатора.

На степень электротонических явлений в нерве имеет, наконец, значительное влияние степень его раздражительности. С лягушками, зимующими в неволе, опыты удаются очень плохо. Умерший нерв, как было замечено выше, вовсе не показывает электротонических явлений. Впрочем, последние переживают раздражительность нерва, т. е. способность его вызывать в мышце сокращения.

Вот те факты, на основании которых мы приступим теперь к физической теории нервного электротона.

Допустим прежде всего, что влияние постоянного тока на нерв не только выражается, но и действительно заключается в том, что в одной половине последнего электродвигательная деятельность усиливается, в другой ослабевает. Измененный таким образом нерв можно было бы себе представить состоящим из двух половин, из которых одна значительно толще другой (рис. 49). Вы помните, что чем толще нерв, тем его электродвигательная деятельность сильнее; стало быть, толстая половина нерва соответствовала бы той, в которой направление нервного тока совпадает с поляризующим; тонкая — наоборот. Посмотрите, что бы тогда было: при наложении концов мультипликатора на точки a и b продольной поверхности такого нерва, симметричные относительно экватора, получился бы в дуге мультипликатора ток от a к b, потому что электрическое напряжение в толстой половине нерва значительнее, чем в тонкой; но тогда в самом нерве ток этот имел бы противоположное направление, которое, как видите, вместе с тем противоположно и направлению поляризующего тока; а между тем вы знаете, что если нерв сообщен с мультипликатором точками, симметричными относительно экватора, то при поляризации нерва между ними является ток, совпадающий по направлению с поляризующим. Стало быть сделанная нами гипотеза о сущности изменения нерва под влиянием постоянного тока не годится, — есть электротоническое явление, противоречащее ей. Притом гипотеза эта в высокой степени искусственна; ею приписывается нервному экватору какое-то особенное значение: по одну сторону его электрический ток должен приводить нервные молекулы в одно состояние, по другую — в противоположное. Чтобы избежать последней неестественности, можно было бы предположить, что усиление и ослабление электродвигатель-

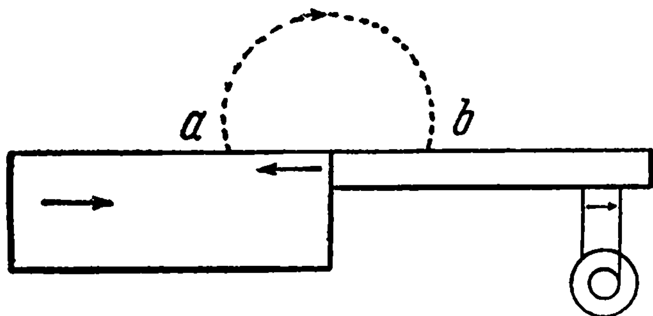


Рис. 49

ной способности нерва идут, абсолютно уменьшаясь по величине, от концов нерва к экватору; но и через это предположение гипотеза не выиграла бы в вероятности, потому что ток, отведенный при этом условии от точек, симметричных к экватору, все-таки имел бы направление, противоположное тому, которое действительно замечается в поляризованном нерве. И потому для объяснения явлений последнего остается только одна возможность: принять, что под влиянием постоянного тока, приложенного к нерву в каких-нибудь двух точках, по всей длине органа развивается электродвигательная деятельность, обусловливающая ток в том же направлении, что и поляризующий, но постепенно ослабевающий с удалением от места приложения электродов. Тогда объясняются в самом деле все явления нервного электротона. Ток этот, по своему действию на магнитную стрелку, должен суммироваться алгебраически с нервными [токами], отведенными от различных точек нерва, и потому усиливает те из последних, которые имеют одинаковое с ним направление, напротив, ослабляет противоположные. Понятным становится также, почему эффект постоянного тока выражается слабо при сообщении нерва с мультипликатором самыми деятельными в электродинамическом отношении точками и, наоборот, выражается всего резче, если сообщены точки вовсе недеятельные: в первом случае эффект маскируется присутствием сильного нервного тока; во втором же он является совершенно свободным.

Чтобы дать вам наглядное понятие об электродвигательном изменении нерва под влиянием постоянного тока, я приведу вам два физических факта, могущих служить, так сказать, образами занимающего нас явления. Вольтов столб, как известно, представляет ряд пластинок с поочередно меняющимися электрическими напряжениями. Будучи погружен в слой проводника, он дает ток всегда в одном и том же направлении, с какими бы точками его поверхности ни были сообщены концы мультипликатора. Это значит,

по всей длине столба существует ток одного и того же направления. То же самое мы находим в сущности и в нерве под влиянием поляризующего тока, если абстрагировать от нервных токов, вмешивающихся в явление, следовательно, модифицирующих последнее. Другую аналогию с нашим явлением представляет изменение жидкостей под влиянием проходящего через них электрического тока — явления электролиза. Для объяснения последних физика, как известно, прибегает к гипотезе о распадении жидкости на мельчайшие частицы с противоположными электрическими напряжениями, которые расположены рядами по кривым движения электрического тока и странствуют к разноименным полюсам. Приложите к каким-нибудь двум точкам поверхности жидкого проводника, по которому двигается электрический ток, концы мультипликатора, и вы получите отведенный ток в одном и том же направлении с главным. То же самое и в нерве. Как там жидкость под влиянием постоянного тока распадается на ряды частиц с противоположными электрическими напряжениями, — поляризуется, так должно быть и в нерве*. Этим, однако, и ограничивается аналогия. В дальнейших подробностях явление поляризации нерва уже значительно отличается от поляризации жидкого проводника. Если, в самом деле, поперечный разрез последнего мал в сравнении с длиною, как это всегда имеет место в нерве, и электрический ток проходит лишь по незначительной части длины проводника, около одного из его концов, то поляризация существует только в пространстве между электродами и, может быть, в точках проводника, непосредственно прилежащих к электродам, во всей же остальной части его поляризация если и существует, то в такой слабой степени, что никакими средствами открыта быть не может. Если взять нитку *ab*, смоченную раствором цинкового купороса, и положить один

* Вот основание, почему постоянный ток, действующий на нерв, мы назвали поляризующим, а самый нерв под влиянием его — поляризованным.

конец ее на концы мультипликатора *MM* (рис. 50), другой поляризовать, то стрелка остается неподвижной, как близко ни лежало бы место сообщения нитки с концами мультипликатора к месту приложения электродов. В нерве же вы видели, что поляризация распространяется от электродов сравнительно далеко в обе стороны. В последнем отношении нерв резко отличается от всех известных проводников электричества, следовательно, явления нервного электротона по их смыслу, т. е. как поляризация молекулов, распространяющаяся далеко за пределы электродов, не имеет в физике аналогий. Поэтому и гипотеза Дюбуа, несмотря на то, что ею вполне объясняются все явления, представляемые нервом под влиянием постоянного тока, остается всетаки гипотезой.

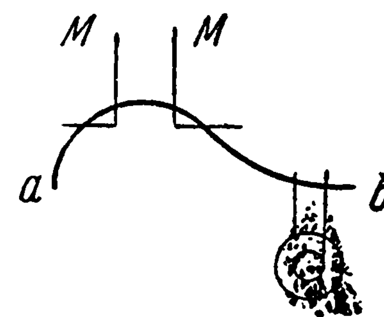


Рис. 50

Установив, таким образом, физическое значение электротонических явлений, я обращаюсь к влиянию перерывистого раздражения нерва на электрические свойства последнего.

Вы видели, что если электрический удар нерву продолжается примерно столько времени, сколько нужно для нетороплнвого замыкания и размыкания постоянного тока в ртуть рукою, то стрелка мультипликатора начинает уже двигаться. Следовательно, понятно, что ряд таких ударов, когда направление их остается постоянным, должен суммироваться по своему эффекту. Вы видите, в самом деле, что постоянное замыкание и размыкание тока рукою в ртуть выводит стрелку из нулевого положения, и направление ее отклонения соответствует направлению электрических ударов, а величина приблизительно равна той, которая получается, когда данное перерывистое раздражение переходит в постоянное. Стало быть, можно сказать, что электротонические явления в нерве нисколько не изменяются, если постоянный ток перывается таким образом, что перерывы следуют не очень часто друг за другом. Это и совершенно естественно; но вот

что странно: когда электрические удары, оставаясь неизменными по направлению, следуют чрезвычайно близко друг за другом, то магнитная стрелка перестает показывать то постоянство в явлениях, которого бы следовало ожидать a priori. Именно Дюбуа раздражал нерв быстро следовавшими друг за другом индукционными ударами в одном и том же направлении (мы, к сожалению, не имеем такого снаряда) и заметил, что отрицательные движения магнитной стрелки, соответствующие ослаблению нервного тока, остаются почти неизменными по величине, явления же нарастания тока почти вовсе сглажены: магнитная стрелка, отклоненная уже предварительно нервным током, под влиянием перерывистого раздражения, совпадающего по направлению с этим током, отклоняется в положительную сторону или очень слабо, или вовсе не отклоняется, или даже положительное отклонение переходит в отрицательное. Кроме того, он нашел, что вычисленные явления, не исключая и отрицательных отклонений стрелки, получаются резко только в случае, если нерв сообщен с мультипликатором самыми деятельными точками; когда же он лежит на концах его точками, симметричными к экватору, то иногда перерывистое раздражение (какое бы направление ни имело) оставляет стрелку на нуле. Отсюда вы видите, в самом деле, что электротонический эффект при перерывистом раздражении хотя и получается, но не совершенно чисто: в явление вмешивается какое-то новое электромолекулярное изменение нерва. Зная, какая огромная разница лежит в физиологическом отношении между действием на движущий нерв перерывистого и постоянного тока, — первый приводит мышцу, связанную с нервом, в столбняк, второй оставляет ее в покое, — Дюбуа, естественно, мог думать, что новое электромолекулярное изменение нерва соответствует, может быть, его физиологически-деятельному состоянию, и потому он стал искать средства раздражать нерв таким образом, чтобы он приходил в деятельное состояние, а поляризация его была бы невозможна. Такое средство представ-

ляют индукционные токи, меняющие при каждом ударе свое направление. Если действовать такими токами на один конец нерва, лежащего другим на подушках мультипликатора, то получаются, в самом деле, ясно выраженными лишь те уклонения от обыкновенных электротонических явлений, которые были упомянуты выше, самые же электротонические явления в описанной прежде форме совершенно исчезают. Вот факты, получаемые при тетанизировании нерва (так назвал Дюбуа действие на нерв перерывистого раздражения) индукционными ударами, меняющими свое направление.

Который бы конец нерва ни был сообщен с мультипликатором, — центральный или периферический, — и который бы из них не подвергался раздражению, во всяком случае отклонение стрелки, соответствующее покоющемуся нервному току, при тетанизировании нерва более или менее уменьшается, — стрелка двигается назад. Отрицательное колебание нервного тока (так назвал Дюбуа описываемое нами явление) тем сильнее, чем сильнее было предшествовавшее отклонение стрелки покоющимся нервным током, следовательно, при сообщении концов мультипликатора с точками продольной поверхности и поперечного разреза нерва. Когда нерв лежит на концах мультипликатора недеятельными в электродвигательном отношении точками, то раздражение его оставляет стрелку на нуле. Последнее обстоятельство служит ясным доказательством, что явлений поляризации нерва при таком способе раздражения его действительно не существует. Если раздражать и сообщать с мультипликатором попеременно оба конца одного и того же нерва, то в обоих случаях получается отрицательное колебание тока, — ослабление существовавшего перед раздражением отклонения магнитной стрелки. Одним словом, какие бы точки нерва (деятельные в электродвигательном отношении) ни были сообщены с мультипликатором, всегда при раздражении первого индукционными ударами с переменным направлением получается отрицательное колебание покоющегося нервного тока. Следова-

тельно, способ раздражения, при котором нерв преимущественно перед другими приходит в деятельное состояние, вызывает в этом органе электромолекулярное изменение, выражающееся повсеместным ослаблением нервных токов. Последнее, однако, не во всех точках по длине нерва распределено равномерно: с удалением от места раздражения явления отрицательного колебания тока, подобно поляризации нерва, ослабевают, однако, не так быстро, как явления последней. О дальнейших обстоятельствах, влияющих на силу отрицательного колебания, я имею право только упомянуть, так как методы для определения этих влияний должны уже всякому быть понятны без объяснений. Густота и сила тока, частота его перерывов, увеличение межполюсного пространства и степень раздражительности нерва стоят в прямом отношении к силе разбираемого нами явления. При действии индукционными ударами на нерв в направлении, перпендикулярном к его продольной оси, отрицательного колебания нервного тока не получается. То же самое бывает, если нерв перерезать или перевязать между местом приложения к нему концов мультипликатора и электродов. Последнее обстоятельство, устраняя всякую мысль о каком бы то ни было возможном участии в явлениях отрицательного колебания тока ветвления раздражающего [тока] с электродов в стороны, доказывает вместе с тем несомненным образом, что рассматриваемое нами явление, подобно процессу поляризации нерва и самому акту нервного возбуждения, есть движение молекулярное.

Таким образом, найден новый объективный признак, которым отличается деятельный движущий нерв от покойного; прежде выражением первого состояния нерва служило лишь более или менее продолжительное сокращение в связанной с ним мышце, теперь оно выражается, сверх того, молекулярным движением, дающим отрицательное колебание нервного тока. Положение это справедливо пока только для электрического раздражения нерва, отделенного от тела; но мы сейчас увидим, что оно имеет место и при других способах возбужде-

ния этого органа к деятельности, когда он притом находится в связи с нервным центром. Средство доказать это дает отражательный столбняк, бывающий при отравлении животных стрихнином. Вот форма этого замечательного опыта, произведенного Дюбуа-Реймоном: большая лягушка укрепляется неподвижно на приличной формы подставке спиною кверху. По всей длине бедра и таза обнажают седалищный нерв с его сплетением, перерезывают нижний конец нерва и кладут его точками поперечного разреза и продольной поверхности на подушки мультипликатора. Верхний конец нерва остается, таким образом, в связи с нервным центром. Затем животное отравляется под кожу азотнокислым стрихнином. Ждут, пока действие яда начнет обнаруживаться легкими отражательными вздрагиваниями при легком сотрясении подставки, на которой укреплена лягушка. Тогда снимают замыкательную подушку мультипликатора, и когда стрелка отклонилась на постоянную величину, сильным механическим ударом около лягушки вызывают в ней столбняк. Стрелка двигается назад. К сожалению, этот опыт слишком тонок; удача его вполне зависит от времени, когда вызывается сильный отражательный столбняк, а последнее зависит, так сказать, от индивидуальности данной лягушки, и потому опыт принадлежит к кабинетным.

XVIII

Смысл явления отрицательного колебания нервного тока. — Отношение электродинамических изменений нерва под влиянием постоянного и перерывистого электрического раздражения его к акту нервного возбуждения. — Вторичный электротон. — Явления, представляемые мышцей под влиянием постоянного и перерывистого тока

В прошлый раз мы видели, что раздражение нерва перерывистым током, меняющим свое направление, выражается на мультипликаторе ослаблением покоющегося нервного тока

по всей длине нерва. Магнитная стрелка, бывшая отклоненною последним, двигается при этом иногда с такой силой назад *, что заходит за нулевое положение в отрицательный квадрант; здесь она, однако, не останавливается, снова переходит через нуль и, успокоившись, показывает постоянное отклонение меньше того, которое соответствовало покоющемуся нервному току. При виде явления у всякого, конечно, родится невольно мысль, что при тетанизировании нерва в части его, сообщенной с мультипликатором, развивается мгновенно ток обратного направления нервному, которого эффект, при подвижности магнитной стрелки, выражается резко лишь в начале его действия. С другой стороны, если допустить, что так же мгновенно происходит повсеместное ослабление электродвигательной деятельности в нерве при его раздражении, то сильное движение магнитной стрелки назад столь же понятно. Которое же из этих двух объяснений справедливо? Первое, т. е. развитие тока, противоположного по направлению нервному, невероятно уже потому, что тогда пришлось бы принять, что ток этот по обе стороны от электродов имеет противоположное направление. Кроме того, есть средство доказать неверность разбираемого предположения на опыте; стоит только сообщить с мультипликатором нерв, уже раздражаемый, тогда в момент сообщения стрелка должна была бы, под влиянием отрицательного тока, двинуться в сторону, противоположную той, которая соответствует отклонению покоющимся током, а этого между тем никогда не бывает. Форма опыта очень проста: нерв кладется одним концом на подушки мультипликатора, другим — на электроды раздражающего тока и тетанизируется при замкнутом круге концов мультипликатора, т. е. когда на главных подушках лежит еще замыкательная. Последняя поднимается, и стрелка, как видите, отклоняется в том же

* На цинковых концах мультипликатора неполяризующихся я этого, однако, никогда не замечал.

направлении, в котором произошло бы движение ее под влиянием покоющегося нервного тока данной комбинации. Итак, изменения в нерве при перерывистом раздражении заключаются в повсеместном ослаблении его электродвигательной деятельности; но о молекулярных изменениях, лежащих в основе этого явления, мы, конечно, не имеем понятия с тех пор, как электромолекулярная гипотеза Дюбуа пошатнулась *.

Таким образом, рассмотрены все известные до сих пор изменения электрических свойств нерва при постоянном и перерывистом раздражении его электрическим током. Все относящиеся сюда явления могут быть разделены на две отдельных группы: 1) явления поляризации нерва, или нервного электротона, и 2) явления повсеместного ослабления электродвигательной способности нерва, выражающиеся отрицательным колебанием нервного тока. Первая группа явлений вызывается действием на нерв постоянного тока и перерывистого, если удары последнего следуют не часто друг за другом и остаются неизменными по направлению. При противных условиях перерывистого раздражения получается, как вам известно, отрицательное колебание тока — вторая группа явлений. Поставим теперь рядом с этими электродинамическими физиологические эффекты того же самого раздражения. Из такого сопоставления мы должны, конечно, получить понятие об отношении между актом нервного возбуждения, с одной стороны, электротоническими изменениями нерва и явлением отрицательного колебания тока — с другой.

Начнем с поляризации. Поскольку явление это вызывается действием на нерв постоянного тока, постольку оно есть

---

* Вопрос об объяснении отрицательного колебания тока нельзя, однако, считать законченным и в изложенном нами смысле, потому что пока не достает еще подробного исследования электрических свойств нерва под влиянием постоянного тока той силы, который производит пфлюгеровский мышечный столбняк.

спутник деятельного состояния только в чувствующем нерве; в движущем, как вам известно, деятельность совпадает лишь с началом и концом поляризующего тока. Стало быть, между электротоническим движением в нерве и актом возбуждения последнего нет прямой связи. Такому заключению нисколько не противоречит поляризация движущего нерва от перерывистого тока с неизменным направлением ударов, при действии которого нерв приходит в то же время в деятельное состояние. Последнее обстоятельство доказывает только, что электротоническое изменение нерва может существовать рядом с его деятельным состоянием. Итак, на основании фактов, связь между электротоном и актом нервного возбуждения может быть выражена следующим образом: нерв приходит в деятельность только при начале и конце электротонического движения в нем. Теперь спрашивается, существует ли причинная связь между обоими явлениями, стоящими рядом, т. е. можно ли сказать, что одно не может существовать без другого, или может быть связь эта еще интимнее — процесс нервного возбуждения есть не что иное, как начало или конец электротонического движения? Для решения этих вопросов следует сравнить между собою все условия электротона и акта нервного возбуждения; кроме того, все побочные явления, вызываемые тем и другим. В последнем отношении знания наши представляют маленький пробел, и теперь мы постараемся его пополнить. Вы помните явления вторичного сокращения с нерва, со всеми их условиями. Они привели нас к мысли, что возбужденное состояние одного нервного волокна передается соседнему, если место касания обоих лежит близ места раздражения первого. Исключения из этого правила нет — действовать ли на непосредственно раздражаемый нерв отдельными ударами или рядом их. Теперь посмотрим, существует ли передача с нерва на нерв электротонических движений. Форма опытов такая: кладется нерв на подушки мультипликатора точками продольной поверхности (для ясности явления, всего лучше симметричными к эква-

тору); к одному из его свободных концов прикладывается другой, и последний вне точек соприкосновения с первым нервом поляризуется то в одном, то в противоположном направлении (рис. 51 и 52). Эффект, производимый вторично поляризуемым нервом на стрелку мультипликатора, можно выразить следующим образом: поляризация непосредственно раздражаемого нерва передается соседнему, но в обратном

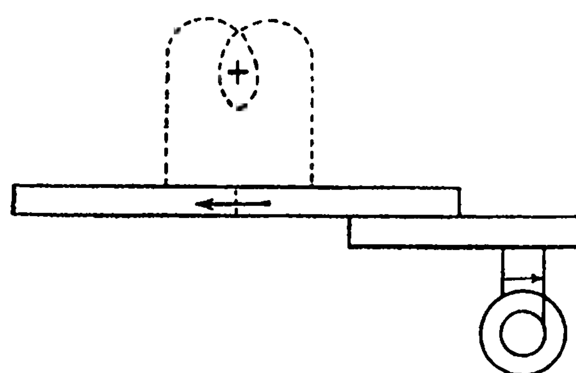


Рис. 51

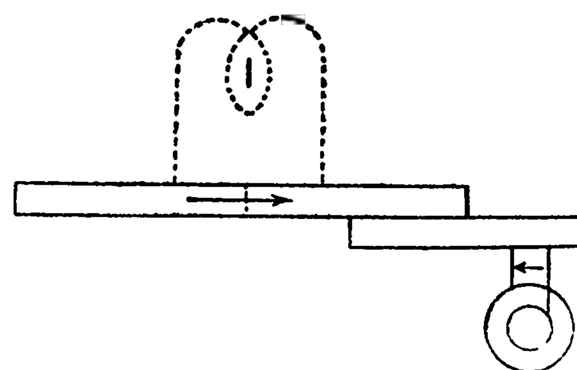


Рис. 52

направлении, так что ток, развивающийся во вторично поляризуемом нерве, имеет обратное направление относительно поляризующего. Во всех других отношениях явления первичного и вторичного электротона совершенно сходны между собою, т. е. в последнем явления выражаются тем резче, чем ближе лежит место первичного раздражения к точкам касания обоих нервов и к месту сообщения вторично поляризуемого [нерва] с мультипликатором; кроме того, чем менее деятельна в электродвигательном отношении последняя комбинация. Должно заметить, сверх того, что отклонения стрелки, производимые вторичной поляризацией, вообще слабее, чем при первичной, и потому вторичного отрицательного колебания тока получить нельзя. Сравните теперь явления и условия вторичного электротона с теми, которые были замечены при вторичном сокращении с нерва, и вы убедитесь, что в основании последних явлений лежит передача быстрого электротонического движения, так сказать — электротонического толчка с одного нерва на другой. В самом деле, вторичная поляризация и вторичное сокращение в нерве воз-

можны только в случае, если место касания обоих нервов лежит близ электродов поляризующего (раздражающего) тока. Далее, вы знаете, что возбуждение первично и вторично раздражаемого нерва, по отношению к направлению раздражающего тока, имеет противоположный характер: если первый раздражается замыканиями и размыканиями восходящего тока, то второй возбуждается как будто замыканиями и размыканиями нисходящего, и наоборот. В явлениях вторичного электротона лежит уже полная разгадка этому явлению. Вы видели, что ток вторично поляризуемого нерва имеет обратное направление поляризующему. Стало быть, в основе вторичного сокращения с нерва лежит действительно передача электротонического толчка с раздражаемого на соседний, и оно объясняется таким образом:

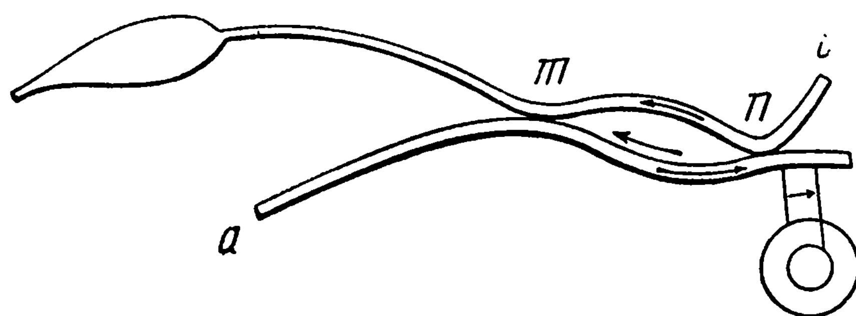


Рис. 53

в непосредственно раздражаемом нерве *a* [рис. 53] ток, соответствующий поляризации, имеет направление поляризующего; следовательно, на поверхности нерва ток этот имеет обратное направление; к поверхности *a* приложен двумя или многими точками нерв *b*; часть его *mn* представляет, конечно, путь для тока, идущего по поверхности *a*; он и проходит, действительно, через *mn* в направлении, обратном поляризующему. Стало быть вторичное возбуждение нерва есть не что иное, как особая форма раздражения его электрическим током, и оно стоит с актом нервного возбуждения в такой же связи, как и всякое электротоническое движение в нерве вообще. Мы и обращаемся теперь снова к последнему вопросу, т. е. к сравнению условий нервного электротона и возбуждения нерва электрическим током. Между этими условиями существует, как уже раз выше было замечено, одно очень важное несходство: движение возбуждения, распространяясь по длине нерва, на пути своем постоянно нарастает, тогда как электротоническое

с удалением от места раздражения чрезвычайно быстро ослабевает. И этого несходства, конечно, уже достаточно, чтобы сказать положительно, что между обоими родами движения нет тождества. Что же касается причинной связи между ними, то она, на основании известных нам пока фактов, может быть лишь предполагаема, но не резко доказана. В самом деле, с одной стороны, известно, что мертвый нерв не может быть поляризован; с другой, вы знаете, что способность нерва поляризоваться под влиянием постоянного тока хотя и не надолго, но все-таки переживает его раздражительность. Впоследствии вы увидите, однако, на опыте, что между поляризацией нерва и его раздражительностью существует самая тесная связь (лекции XX, XXI и пр.).

В пятнадцатой лекции изложены доводы, заставляющие думать, что действие воли на движущие нервы должно быть подобно раздражению их перерывистым электрическим током. В прошлую же [лекцию] найдено, что под влиянием такого раздражения нерв представляет особого рода молекулярное изменение, выражающееся отрицательным колебанием нервного тока. Явление это, подобно электротоническому движению, идет от места раздражения по длине нерва, ослабевая; так же, как оно, свойственно только живым нервам, переживает, однако, хотя и не надолго, раздражительность последних. Стало быть, об отношении явлений отрицательного колебания тока к физиологической деятельности нерва можно сказать то же самое, что сказано относительно электротона: причинная связь между ними может быть допущена, но не доказана. Опыт Функе, по которому нервы животного, отравленного кураре, будучи нераздражительными, дают, однако, отрицательное колебание тока, не уничтожает еще возможности причинной связи между деятельным состоянием нерва и явлениями повсеместного ослабления его электродвигательных свойств, потому что здесь можно сказать то же самое, что сказано по поводу отношения электрических свойств нерва к его физиологической деятельности.

Обращаюсь теперь к определению влияния постоянного и перерывистого тока на электрические свойства мышцы. Вы уже знаете, что под влиянием короткого электрического удара (индукционного) мышца, подобно нерву, не представляет никаких изменений в электродвигательной деятельности. Но она остается нечувствительной и к влиянию тока, длящегося более долгое время, т. е. не поляризуется, подобно нерву, под влиянием постоянного тока, будет ли последний действовать на нерв, связанный с мышцей, или прямо на один из концов мышцы. При последнем способе раздражения необходимо брать тонкие длинные мышцы, иначе поляризующий ток будет ветвиться по толще органа от электродов в стороны и ветви эти могут подействовать на стрелку мультипликатора, что ввело бы в заблуждение. Беру m. sartorius лягушки, кладу его одним концом на подушки мультипликатора, другим на электроды поляризующего тока. Выжидаю постоянного отклонения стрелки мышечным током, и тогда замыкаю поляризующий. Стрелка, как видите, нисколько не изменяет своего положения. Это еще первое резкое отличие мышцы от нерва в электродинамическом отношении. К сожалению, мы не можем определить причин такого различия, т. е. неспособности мышцы поляризоваться под влиянием постоянного тока, тогда как нерв показывает это явление, а потому невозможны и выводы из этого различия. Будь еще гипотеза Дюбуа о периполярном расположении молекул в мышце и нерве справедливой, тогда можно было бы, на основании отсутствия электротонических явлений в мышце, сказать с некоторой вероятностью, что поляризация нерва (конечно, внеполюсная) не стоит в роковой связи с периполярным расположением его молекул. Теперь же и такое заключение, как вы знаете, невозможно. Следовательно, мы имеем право не останавливаться долее на описанном явлении и перейти к влиянию перерывистого электрического раздражения на электродинамические свойства мышцы. Последний орган представляет здесь снова полную аналогию явлений с нервом,

находящимся под теми же условиями: получается, как и там, отрицательное колебание тока — здесь, конечно, уже мышечного, будет ли раздражаться мышца прямо или через нерв. Форма опытов та же, которая описана при определении влияния отдельных электрических ударов на электрические свойства мышцы. Для того, чтобы последняя не могла передвигаться по подушкам мультипликатора во время столбняка, употребляется та же растягивающая машинка, которая там описана. Здесь, однако, эта уловка имеет еще больше смысла: ею доказывается, что наступающее при столбняке изменение мышцы в электродинамическом отношении не зависит от перемещения точек ее поверхностей на концах мультипликатора. И здесь, как в нерве, сила отрицательного колебания тока стоит в прямой связи с величиной предшествовавшего отклонения магнитной стрелки покоющимся мышечным током; она всего сильнее, когда мышца касается концов мультипликатора сухожилием или искусственным поперечным разрезом и продольной мясной поверхностью, и равна нулю, когда животная часть сообщена с мультипликатором точками недеятельными в электродвигательном отношении. Вообще же явления отрицательного колебания тока на мышцах получаются резче, чем на нервах — стрелка здесь при первом раздражении почти всегда заходит за нулевое положение в отрицательный квадрант *; но также переходит затем снова в положительный, в котором и занимает, наконец, постоянное положение, указывающее на ослабление электродвигательной деятельности. Если тетанизировать мышцу при замкнутом круге концов мультипликатора и снять замыкательную подушку уже во время столбняка, то стрелка прямо идет в положительный квадрант, т. е. двигается в том направлении, в котором произошло бы отклонение ее покоющимся мышечным током данной комбинации точек. Одним словом, явления совершенно те же, что и при раздражении нерва перерывистым током изменчивого

* В цепь мышцы нужно включать не все, а только половину оборотов мультипликатора.

направления. Естественно думать после этого, что и смысл явлений в обоих случаях одинаков, т. е. что и в мышце, как в нерве, деятельное состояние выражается повсеместным ослаблением ее электродвигательной деятельности. Принять этого, однако, нельзя прежде, чем будут устранены некоторые побочные обстоятельства, представляемые сокращающейся мышцей и могут дать новое толкование явлениям отрицательного колебания ее тока. Мы и займемся рассмотрением этих обстоятельств.

XIX

Отрицательное отклонение стрелки при мышечном столбняке не зависит от увеличения препятствия электрическому току внутри мышцы при ее сокращении. — Отрицательное колебание тока на охлажденных мышцах. — Последовательные электродинамические изменения мышц и нервов вслед за их электрическим раздражением

Сокращение мышцы сопровождается, как известно, изменением ее формы и эластических свойств. Можно думать a priori, что каждое из этих изменений, взятое отдельно, может обусловить изменение в проводимости мышечной тканью электрических токов. Если допустить такую мысль и предположить в то же время, что уменьшение величины сопротивления мышцы от ее укорачивания и утолщения абсолютно меньше, чем увеличение того же сопротивления от изменения эластических свойств сокращающейся мышцы, то явление отрицательного колебания мышечного тока объяснено. В самом деле, покоющаяся мышца, замыкая собой цепь мультипликатора, дает известное отклонение (мышечным током) магнитной стрелки, величина которого находится в обратном отношении к сумме препятствий в цепи, следовательно, и к части последнего, представляемой самой мышцей. При столбняке, по нашему предположению, препятствие в мышце увеличивается. Ясно, что тогда должно произойти уменьшение отклонения стрелки.

Исследователю, как Дюбуа, нельзя было оставить без внимания такой мысли: он и делал опыты для разъяснения вопроса. Влияние изменения формы, которое при нашем способе сообщения мышцы с концами мультипликатора, конечно, должно уменьшать величину сопротивления внутри органа, он устранил из опыта тем, что вводил в цепь мышцу, растянутую в известной вам машинке. В цепь мультипликатора (менее чувствительного, чем употребляемый для животноэлектрических опытов) вводились, сверх того, два стеклянных сосуда *A* и *B* (рис. 54). Первый был наполнен азотной, второй серной кислотами; в первый опускались платиновая, во второй цинковая пластинки. Жидкости обоих сосудов сообщались между собой посредством исследуемой мышцы. Для этой цели m. gastrocnemius приготовлялся таким образом, что с одного конца его оставалась лапка, с другого — часть бедра. Этими-то концами мышца и погружалась в кислоты. Понятно, что при таком устройстве сосуды *A* и *B* вместе с мышцей представляли гальваническую пару Грове, в которой глиняный цилиндр, разделяющий кислоты, был заменен другим скважистым телом — мышцей [M]. Последняя была оставлена в связи со своим нервом *N*, который раздражался перерывистым током. Сначала определялась величина отклонения стрелки при покойном положении мышцы, потом при столбняке. В последнем случае каждый раз замечалось усиление отклонения, — явный признак, что в столбняке проводимость мышцы, независимо и от изменения формы, не только не уменьшается, но, напротив, увеличивается*. Возражение против

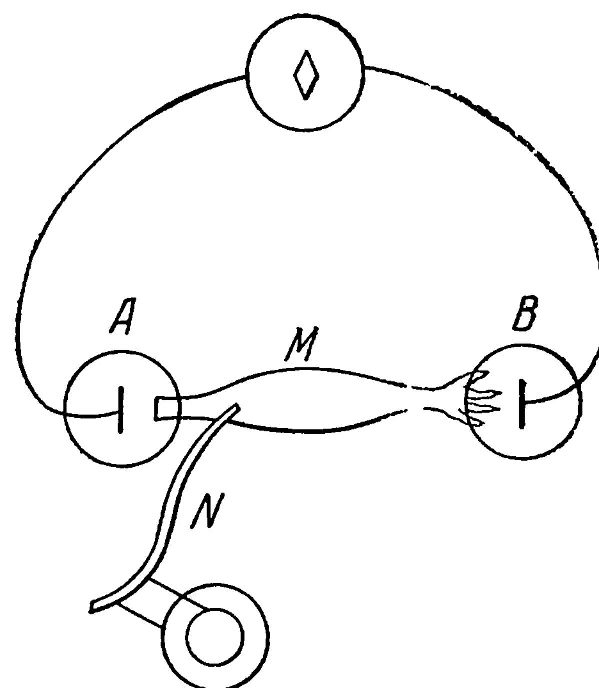


Рис. 54

* Такие же опыты делал Дюбуа и с нервом, но там не получил никакого определенного результата.

этих опытов может быть одно: в гальванический элемент на место глиняного цилиндра — простого проводника, вводится электродвигатель — мышца. Здесь это обстоятельство не имеет, однако, значения, потому что электродвигательная сила мышцы в сравнении с силой гальванического элемента почти равна 0; притом мультипликатор берется настолько нечувствительный, чтобы стрелка его не могла двигаться под влиянием мышечного тока. Итак, отрицательное колебание последнего при столбняке не зависит от увеличения препятствия в мышце к проведению электрических токов. Что касается вопроса о связи этого явления с изменением эластических свойств мышцы при переходе ее от покоя к деятельности, то он решен опытами Гельмгольца, показавшими, что явление отрицательного колебания тока совпадает с так называемым периодом скрытого раздражения, следовательно, предшествует началу мышечного сокращения. Результат этот очень наглядно подтверждается опытом вторичного сокращения лягушечьего препарата с бьющегося сердца кролика: здесь сокращепие первого, очевидно, предшествует систоле желудочка. При обыкновенных же опытах с мультипликатором это обстоятельство незаметно лишь по причине тупости иглы к быстрым колебаниям силы тока. Таким образом, устанавливается независимость явлений отрицательного колебания мышечного тока от всех тех побочных обстоятельств, сопровождающих мышечное сокращение, которыми деятельность этого органа отличается от деятельности нерва. После этого естественно, конечно, думать, что молекулярный механизм, лежащий в основе обоих видов отрицательного колебания токов, одинаков. Для нервов было доказано, что деятельное состояние их выражается повсеместным ослаблением электродвигательной способности органа; стало быть, и для мышцы то же самое. Разница в обоих случаях лишь количественная: ослабление мышечного тока бывает при сокращении так сильно, что может подать повод к мысли о развитии в ней тока, противоположного существующему. Послед-

нее выражается особенно резко в мышцах охлажденных, которых покоющиеся токи значительно ослаблены. Вы знаете, что существуют степени охлаждения, при которых мышца, сообщенная с мультипликатором сухожилием и продольной поверхностью, не дает вовсе тока, оставляет стрелку на нуле. Такие мышцы способны, однако, приходить в столбняк и дают вместе с этим значительное отрицательное колебание тока, т. е. отклоняют при раздражении стрелку в сторону, противоположную той, куда бы она пошла под влиянием нормального мышечного тока. Замечательно, что в случае сильного развития парэлектрономического слоя, когда покоющийся мышечный ток от сухожилия и мяса извращен, стрелка при тетанизировании мышцы отклоняется не назад, а вперед, получается, следовательно, все-таки отрицательное колебание тока относительно нормального мышечного. Эти два опыта объясняются тем, что парэлектрономический слой, играя важную роль в отведенных от покоющейся мышцы токах, не принимает никакого участия в отрицательном колебании их. Это и понятно, потому что для нас парэлектрономический и мертвый слой синонимы.

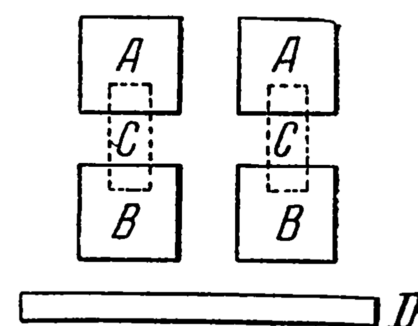


Рис. 55

Значительное ослабление силы мышечных токов при столбняке дает в руки средство наблюдать отрицательное колебание тока на живом человеке. Опыты были произведены Дюбуа и их есть несколько форм для мышц нижних и верхних конечностей. Из них я покажу вам самую простую и удобную для выполнения. К цинковым сосудам *AA* (рис. 55) мультипликатора придаются два стеклянных *BB*; последние наполняют раствором цинкового купороса и соединяют с первыми посредством сообщающих подушек *CC*. На столе, где стоят *AA* и *BB*, подле последних укрепляется неподвижно вал *D* такой толщины, чтобы его можно было удобно охватить кистью руки, и вместе с тем настолько крепкий, чтобы он мог выдержать возможно сильное давление рукою. Вал

охватывается всеми пальцами ручных кистей, за исключением указательных, которые погружаются по возможности глубоко в *BB*. Таким образом концы мультипликатора приводятся в соприкосновение с двумя симметрическими местами кожи, которые дают обыкновенно чрезвычайно незначительное постоянное отклонение стрелки. На последнюю действуют, сверх того, мышечные токи обеих рук (эквиваленты мышечного тока целой конечности лягушки), но эффект их равен или почти равен нулю, когда оба члена в покое, потому что оба тока, имея относительно продольной оси рук одинаковое направление, действуют противоположно один другому в цепи мультипликатора. Но вообразите себе, что который-нибудь из этих токов ослабел; ясно, что тогда стрелка должна двигаться в сторону сильнейшего. Это и происходит, если мышцы одной из рук находятся в продолжительном произвольном сокращении. Вы видите, в самом деле, отклонение стрелки, если я сильно сокращаю одну из рук; притом отклонения бывают противоположны, если сокращать то правую, то левую, и указывают в то же время, что мышечный ток в руке человека имеет нисходящее направление. Подобные же опыты показали Дюбуа, что и в нижних конечностях человека мышечный ток, противоположно лягушечьему, идет от центра к периферии. Последнее обстоятельство заставило некоторых ученых сомневаться в том, что отклонение стрелки в опытах Дюбуа есть действительно выражение ослабления мышечного тока в сокращенной руке. Берлинский профессор доказал, однако, неосновательность этих сомнений, показавши, что в задней конечности кролика, — животного, стоящего к человеку, конечно, ближе, чем лягушка, мышечный ток имеет нисходящее направление. Другие придирки к смыслу изложенных опытов невозможны; а потому вы видите, что и в здоровом теле человека произвольное сокращение мышц сопровождается ослаблением их электродвигательной деятельности. Но и здесь, как для нервов, нельзя, однако, доказать резко причинной связи между обоими явлениями.

Чтобы покончить с явлениями отрицательного колебания мышечного тока, мне остается теперь только напомнить вам, что оно лежит в основе вторичного сокращения с мышцы. Распространяться об этом было бы излишне: вы помните, мы разбирали вторичное сокращение с мышцы, не зная еще отрицательного колебания тока, но уже тогда был повод думать, что во время мышечной деятельности мышечный ток должен претерпевать какое-нибудь быстрое колебание в силе. Теперь в существовании такого колебания вы убедились на опыте, следовательно, странно было бы искать другого объяснения вторичному сокращению.

Вот все известные до сих пор непосредственные изменения электродинамических свойств мышцы под влиянием электрического раздражения. Составить себе из них понятие о самом процессе мышечного сокращения, конечно, нельзя. Но, будучи поставлены рядом с соответствующими изменениями деятельного нерва (я разумею, конечно, отрицательное колебание тока), факты эти приводят к одному чрезвычайно важному заключению: акт возбуждения мышечной ткани, предшествующий сокращению мышцы, и деятельное состояние движущего нерва сопровождаются одинаковыми электромолекулярными движениями в том и в другом органе. Если же связать мышцу и нерв в представлении как целостный движущий аппарат, то результат выходил бы еще многозначительнее: акт возбуждения движущего аппарата сопровождался бы одинаковыми молекулярными изменениями во всех его точках. Последнее заключение требует, однако, экспериментального подтверждения, которого еще нет по той причине, что до сих пор наука не коснулась еще вопроса об электродвигательных явлениях движущего аппарата, т. е. сочетания мышцы с нервом вообще.

Обращаюсь теперь к последовательным изменениям нерва и мышцы после действия на них электрического раздражения в различной форме. Отдел этот едва начал разрабатываться, и потому многого сказать еще нельзя; но и

теперь уже найдены очень важные по своему значению факты.

Начнем с последствий поляризации нерва. Относящиеся сюда явления замечены впервые Маттеуччи. Вот форма опыта. Нерв кладется на подушки мультипликатора недеятельными в электродинамическом отношении точками и одним из свободных концов на электроды поляризующего тока (для ясности явления нужно брать не менее 3 больших элементов Даниэля). Узнается на мультипликаторе направление отклонения стрелки при первичной поляризации нерва. Потом он подвергается действию постоянного тока при замкнутом круге концов мультипликатора минут 5—10. По истечении этого времени цепь поляризующего тока размыкается; замыкательная подушка снимается с главных; нерв вводится таким образом в цепь мультипликатора и отклоняет, как видите, стрелку в направлении, обратном существовавшему при первичной поляризации. Перенесите поляризующий ток, не изменяя его направления, на другой свободный конец нерва, сообщенного с мультипликатором, повторите описанную операцию, и последовательное отклонение стрелки будет то же самое, что и прежде. Чтобы видеть яснее последовательный эффект поляризации нерва в точках его, дающих более или менее сильные нервные токи, нужно брать для опыта два нерва и компенсировать влияние их токов на стрелку мультипликатора, кладя объекты на концы последнего одинаковыми точками, но в обратном направлении. В примере, изображенном схематически на рис. 56, нервы N и N' лежат на подушках мультипликатора точками ab и $a'b'$ (поперечными разрезами и точками продольных поверхностей). Обе комбинации дают нервные токи, равные по величине, но противоположные по направлению; оттого их эффект на стрелку равен нулю. Если поляризовать один из нервов, например N', в показанном направлении, то непосредственным эффектом поляризации будет ослабление нервного тока в $a'b'$; стало быть, стрелка отклонится в направлении тока ab; последовательное же

отклонение имеет обратное направление, совпадает с $a'b'$. Этих фактов уже достаточно, чтобы понять сущность изменений нерва, следующих за поляризацией его постоянным током. Мы имеем перед глазами явление, свойственное в большей или меньшей степени всем жидким проводникам, когда через них проходит ток, — явление, от которого зависит непостоянство силы гальванического тока и которое известно в физике под именем поляризации электродов. Напомню вам самую простейшую форму этого явления. Известно, что гальванический ток, проходя через воду, разлагает ее на кислород и водород; первый отделяется на положительном электроде, второй — на отрицательном. Пока ток разлагает воду, он, следовательно, идет по последней от места, где скопляется кислород, к тому, где происходит выделение водорода. Оба газа при этом имеют противоположные электрические напряжения: кислород — отрицательное, водород — положительное. Если батарея перестанет вдруг действовать, то ясно, что электролиты будут стремиться уравнять свои электрические напряжения и это выразится в воде электрическим током, который идет теперь уже от водорода к кислороду, имеет, следовательно, направление, обратное первичному току. То же должно быть, конечно, и в нерве, если по длине его проходит электрический ток, потому что нерв представляет тело, пропитанное во всех точках водяным раствором различных веществ. Если, в самом деле, сообщить нерв с концами мультипликатора точками, симметричными относительно экватора, приложить электроды к обоим свободным концам нерва (рис. 57) и действовать постоянным током при замкнутом круге концов мультипликатора в показанном направлении, то последовательное отклонение стрелки будет указывать в нерве ток противоположного направления. После этого сомнений в сущности разбираемых нами явлений быть

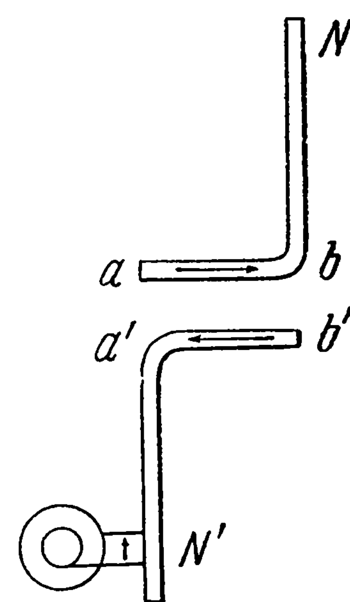


Рис. 56

не может. Это есть не что иное, как последовательная поляризация нерва, противоположная по направлению первичной. Мы так и будем называть разбираемые явления. Условия их те же, что и при первичной поляризации; но, сверх того, напряженность их стоит в прямой связи с продолжительностью действия на нерв постоянного тока. Чем длиннее это время, тем сильнее и в то же время продолжительнее вторичная поляризация; напротив, при действии на нерв одним электрическим ударом вторичных явлений на мультипликаторе не замечается, но они, конечно, должны быть, потому что электрический ток не может не электролизировать жидкости, по которой проходит, как бы коротко ни было время этого прохождения. Отсюда является возможность нового воззрения на размыкательное возбуждение нерва или мышцы.

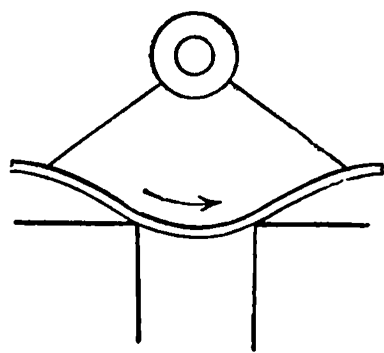


Рис. 57

Вы помните: это явление, т. е. сокращение мышцы при размыкании тока, действовавшего на нее прямо или через нерв, было объяснено колебанием силы тока от определенной величины до нуля; теперь, сверх того, оказывается, что при самом акте размыкания тока в животных частях является поляризационный ток обратного направления, который, конечно, возбуждает их рядом с существующим колебанием силы раздражителя. Вторичная поляризация дает, кроме того, ключ к объяснению различия эффектов возбуждения зрительного нерва восходящим и нисходящим током. Вы помните, что по характеру вызываемых в глазу ощущений замыкание нисходящего тока соответствует размыканию восходящего, и наоборот. Теперь это становится вполне понятным: размыкание восходящего тока дает поляризационный в нисходящем направлении, и наоборот. Та же самая законность должна существовать и для возбуждения движущего нерва восходящим и нисходящим током, но здесь она замаскирована некоторыми обстоятельствами и тем, что внешнее проявление возбуждения имеет всегда одинаковый качественный характер

(см. таблицу Пфлюгера в XXIII лекции). Сейчас увидим, в чем дело. При слабых силах тока нерв возбуждается только замыканием восходящего и нисходящего токов. Это видимое противоречие тому, чего бы следовало ожидать *, можно обьяснить тем, что поляризационный ток, вызванный быстрым электрическим ударом, необходимо должен быть слабее последнего, потому что часть живой силы этого удара идет на движение возбуждения нерва и теряется таким образом для вторичного тока. Следовательно, при размыкании слабых токов нерв не возбуждается, потому что вторичный поляризационный ток слишком слаб. На это мне могут возразить, что степень нервного возбуждения зависит, кроме того, от быстроты колебания действующего на него тока, следовательно, для отсутствия размыкательных сокращений нужно еще доказать, что продолжительность вторичного тока не очень мала в сравнении с продолжительностью первичного. В этом убеждает вас стрелка мультипликатора. Если бы вторичный поляризационный ток продолжался одно мгновение, то он не производил бы ее отклонения. Итак, отсутствие размыкательных сокращений при слабых токах объяснимо; присутствие же замыкательных при обоих направлениях не противоречит законности, выведенной из возбуждения зрительного нерва, потому что между возбуждениями нерва, может быть, и есть разница, но для нашего глаза она выражается одинаково (до сих пор еще не сделано сравнительных опытов относительно величины и продолжительности сокращения в обоих случаях). При токах средней силы законность выражена уже ясно: сильные сокращения получаются при замыкании нисходящего и размыкании восходящего тока; в двух других случаях сокращения слабее. Еще резче законность эта видна на сильных токах: сокращения получаются только при замыкании восходящего и размыкании нисходя-

* Следовало бы ожидать, что нерв при одном направлении тока возбуждается замыканием, а при другом размыканием.

щего, а при противных условиях — или совершенный покой, или очень слабое сокращение.

Явление вторичной поляризации нерва даже после очень коротких электрических ударов стоит, повидимому, в противоречии с явлением суммирования физиологических эффектов этих ударов, описанными в XIV лекции. Казалось бы, в самом деле, что сила каждого нового удара, однородного по направлению и величине с предыдущим, должна ослабляться существующим между ними поляризационным током обратного направления; если, однако, разделить весь акт раздражения на группы по два: удар + его последействие, и принять, что последнее, т. е. поляризационный ток, слабее первого, т. е. тока, вызываемого ударом, то выходило бы, что ряд таких групп в сумме дает все-таки нарастание силы ударов. Но, кроме того, не нужно забывать, что электротонические движения, о которых здесь идет речь, стоя в тесной связи с физиологическим возбуждением нерва, во всяком случае не тождественны с последним.

Мышца, как вам известно, первичной внеполюсной поляризации не представляет. следовательно, вне электродов и вторичной не бывает. Но между полюсами действующего на мышцу тока замечается как та, так и другая. В этом отношении мышца не отличается, однако, от нитки, смоченной водой, куска мертвой кожи, стенки желудка, куска репы, моркови и вообще от скважистых тел, пропитанных водными растворами. Если в самом деле взять призматический кусок моркови и пропускать через него постоянный ток минут десять, потом положить его на концы мультипликатора, то всегда получается отклонение стрелки, указывающее на ток в моркови, противоположный по направлению первичному. Кроме того, Кюне заметил в межполюсном пространстве мышцы, на которую действует постоянный ток, механическое передвижение жидкости от положительного полюса к отрицательному, вследствие чего конец мышцы около последнего становится толще. С прекращением действия тока жидкость

распределяется снова равномерно по всем точкам органа. И это явление, известное в физике под именем порретовского, свойственно не исключительно одной мышце, а всем скважистым телам. Для нас оно не представляет дальнейшего интереса; но в физиологии мышцы факт этот имеет важное значение: им, рядом с другими, доказывается, что содержимое первичных мышечных волокон жидко; кроме того, он играет роль в форме мышечного сокращения.

Перерывистое раздражение мышцы и нерва, выражающееся отрицательным колебанием их токов, оставляет по себе положительный след в электродинамическом отношении: ослабление электродвигательной деятельности органов, произведенное раздражением, продолжается некоторое время и по прекращении последнего. На опыте убедиться в этом очень легко: нужно заметить постоянное отклонение стрелки перед раздражением и во время раздражения исследуемой части. Величина первого отклонения возвращается по прекращении перерывистого раздражения не тотчас, а мало-помалу.

Вот все, что я мог сообщить об электродинамических изменениях мышцы и нерва, последующих за действием на них электрического тока в различных формах.

Затем мы приступим к последнему отделу нашего учения, именно к изменению нервной раздражительности под влиянием электрического тока, — отделу, носящему имя физиологии нервного электротона.

XX

Влияние постоянного тока на нервную раздражительность. — Физиология электротона. — Метод исследования. — Фактическая сторона вопроса

Мы начинаем новый и последний отдел нашего учения; будем исследовать влияние постоянного тока на нервную раздражительность. Но прежде, чем я приступлю к изложе-

нию относящихся сюда явлений, позвольте мне сказать несколько слов об отношении предстоящего нам исследования к прочим отделам учения о животном электричестве. Вы помните, что окончательная и, к сожалению, пока еще идеальная цель наших стремлений есть разгадка сущности нервного возбуждения или нервного начала, как говорили прежде. С этой мыслью мы обратились прежде всего к такому свойству покоющегося нерва, которое могло бы служить точкой исхода для разъяснения нашего вопроса, — я разумею электродинамическую деятельность нерва. Отличаясь перед всеми другими свойствами этого органа подвижностью, она вела в то же время к пониманию молекулярного устройства нерва; а вы, конечно, согласитесь, что в основе такого тонкого процесса, как акт нервного возбуждения, может лежать лишь тонкий молекулярный механизм. Мы и разобрали электродинамические явления нерва при условиях, когда орган этот находится в покое. Плодом изучения был действительно намек на электромолекулярное устройство нерва и убеждение в тесной связи этой организации с так называемыми жизненными свойствами органа. Потом стали исследовать те же свойства при условиях, когда нерв переходит вообще от покоя к деятельности. Здесь явилась, конечно, необходимость определить точно эти условия и потом уже изучать при них электрические свойства нерва. Мы так и сделали, но не вполне: до сих пор оставался еще в стороне вопрос, отличается ли поляризованный нерв в своей физиологической деятельности от нормального, другими словами — как действует постоянный ток, приложенный к нерву, на раздражительность последнего? Этим вопросом мы и будем заниматься с настоящей минуты, и, конечно, вы догадываетесь, что им решается собственно вопрос о связи явлений нервного электротона с нервной раздражительностью. Оттого отдел этот и носит, по справедливости, имя физиологии электротона, — название, данное ему Пфлюгером, который сделал для вопроса почти все.

Итак, мы будем заниматься влиянием постоянного тока на нервную раздражительность. План исследования ясен: будем прикладывать в двух точках по длине нерва постоянный ток то в восходящем, то в нисходящем направлении, и каждый раз судить об изменении раздражительности во всех точках нервного отрезка по величине мышечного сокращения. Это уже предполагает, что рядом с постоянным током на нерв нужно будет действовать в различных точках по длине его отдельными электрическими ударами или другим каким раздражителем. Кроме того, необходимо, чтобы по крайней мере в двух сравниваемых между собою опытах как сила постоянного (поляризующего) тока, так и величина раздражения оставались одинаковы. Еще лучше, конечно, если метод исследования заключает в себе условия постоянства этих величин на большее число сравниваемых опытов. Метод Пфлюгера удовлетворяет и последним требованиям. Постоянства силы поляризующего тока он достигает тем, что электродвигателем употребляет элемент Грове с тщательно амальгамированным цинком и дымящейся азотной кислотой; концы электродов употребляет такие, которые не дают поляризации (можно употреблять, следовательно, известные вам цинковые); в цепь постоянного тока вводит реохорд, которым компенсируются колебания силы его, а для открытия последних служит гальванометр, находящийся в той же цепи. Раздражителем у него служит замыкательный или размыкательный индукционный удар вторичной спирали, идущий по нерву или в восходящем, или в нисходящем направлении. Чтобы сила этих ударов оставалась одинаковой, в цепь первичной спирали он вводит такую же постоянную батарею, как в поляризующем токе; но сверх того еще аппарат, дающий возможность замыкать и размыкать ток всегда с одинаковой скоростью. Последнее обстоятельство значительно влияет, как вы знаете, на силу индукционных ударов. Аппарат, устроенный Пфлюгером, мы назовем электромагнитным замыкателем и размыкателем тока.

Устройство его следующее: на деревянной доске, служащей основанием аппарату, укреплены параллельно друг другу две горизонтально вращающиеся металлические оси bc и xy (рис. 58). Обе изолированы от доски, но находятся в металлической связи: первая с винтом e, вторая с винтом c', которые могут быть соединены с приводами батареи. Кроме того,

Рис. 58

к первой оси прикреплен металлический молоток, с головкой i из мягкого железа и привинченным к последней крючком k из стали. Вторая же ось несет горизонтальную металлическую полоску, которой конец z снабжен снизу металлическим отростком a', опирающимся на пластинку d', связанную металлически с e'. Чтобы соприкосновение между a' и d' было интимно, конец пластинки yz, противоположный z, приподнят стальной пружиной кверху. Рядом с осью xy укреплены на основной доске стальной стаканчик f', наполняемый ртутью, и винт g', связанные между собою металлически, но изолированные от основной доски. Последняя несет, сверх того, два устоя pp, по которым может двигаться сверху вниз и быть укрепляема в любом положении винтами ss медная,

а под нею железная перекладина qt, связанная с двумя цилиндрами из мягкого железа, обвитыми медной проволокой. Концы последней могут быть связаны с полюсами гальванической батареи. Тогда utu делается, конечно, магнитом, и если головка молотка i приведена с ним в соприкосновение, как показано на фигуре, то она притягивается им и держится в данном положении все время, пока ток элемента A вращается по спиралям uu. Если ток прерывается, то молоток тотчас же падает и при этом происходит, с одной стороны, погружение крючка k в ртуть стаканчика f', с другой, приподнимание z кверху, через что металлическое соприкосновение между a' и d' прерывается. Следовательно, при падении молотка, с одной стороны, точки e и g', бывшие до того разъединенными, приходят в металлическую связь; с другой — связь прерывается между точками c' и e'. Теперь, конечно, смысл аппарата ясен: когда он введен в цепь первичной спирали точками e и g' и молоток поднят кверху, то падением молотка цепь эта замыкается; если же введены в нее точки c' и e', то падение производит размыкание тока. И так как высота поднятия молотка может оставаться постоянной, то и скорость его падения, т. е. быстрота замыкания или размыкания, остается одинаковой. Для избежания эластических подпрыгиваний молотка после падения его головки на пластинку yz существует особенный механизм на основной доске и рукоятке молотка h' и m. Его я не описываю, потому что передать словами его устройство трудно, а между тем значение его именно в данной форме не важно.

Чтобы покончить с методом исследования, мне остается сказать теперь несколько слов об устройстве реохорда и о том, каким образом он вводится в цепь поляризующего тока.

На деревянной доске (рис. 59) натянуты параллельно и в расстоянии 2 см одна от другой восемь тонких проволок из нейзильбера, длиною в 1 м каждая. Все они изолированы от доски и друг от друга. Высота стояния проволок над

доской 1—2 см. Под ними двигается по доске семь шашек, которые служат для металлического соединения всех отдельных проволок в одну общую, притом очень разнообразной длины. С этой целью верхняя поверхность шашек, которою они касаются с проволоками, металлическая, самые же шашки сделаны из дерева для изолирования их от доски A.

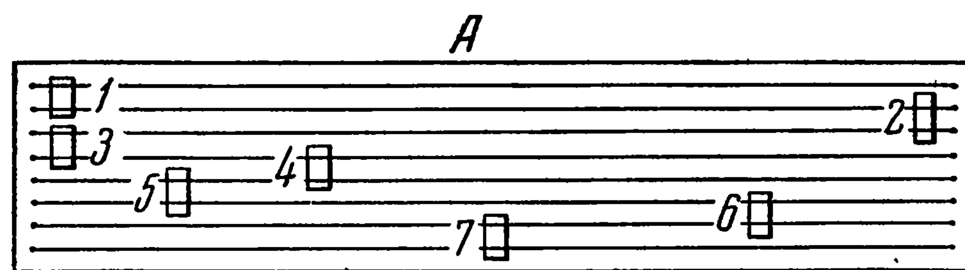


Рис. 59

Для полнейшей изоляции металлических поверхностей, под них не худо подложить пластинки из слоновой кости. Вообразите себе, что приводы батареи сообщены с точками m и n и все шашки придвинуты как можно ближе к этим точкам. Ясно, что тогда путь электрическому току самый короткий, следовательно, препятствие, представляемое реохордом, наименьшее. Напротив, когда все шашки отодвинуты к противоположному концу доски, ток должен пройти по длине всех проволок; тогда препятствие, представляемое реохордом, наибольшее. Стало быть, передвигая шашки между этими крайними пределами, можно получить чрезвычайно разнообразные величины препятствий между maximum и minimum. Величины наименьших препятствий можно разнообразить еще тем, что приводы батареи могут быть сообщаемы не только с точками m и n, но и с какими угодно концами двух проволок со стороны mn. Теперь посмотрим, как удобнее ввести этот инструмент в цепь поляризующего тока. Можно, конечно, и прямо и как побочное замыкание. В первом случае разнообразить силу поляризующего тока от нуля до наибольшей величины можно было бы, однако, только при очень длинной проволоке реохорда. В противном

случае слабые токи на нерв можно получить лишь тогда, когда инструмент этот введен как побочное замыкание. Пфлюгер так и делал. Кроме того, для удобства опытов в цепь поляризующего тока он вводил извращателя тока.

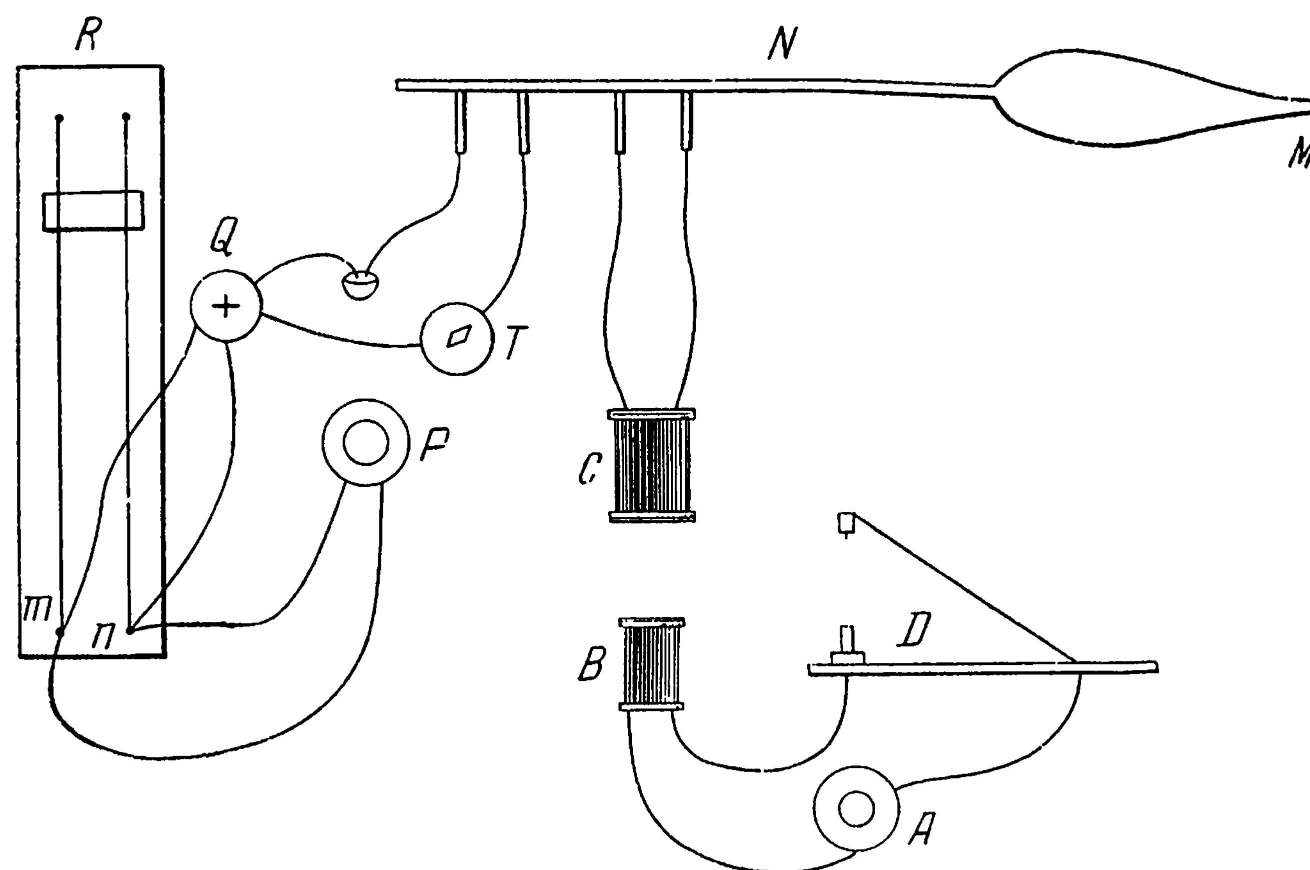


Рис. 60

Таким образом, опыты его имели следующую шематическую форму (рис. 60). Проводы поляризующего тока связывались в точках m и n с реохордом R. Отсюда шли к извращателю тока Q. В дальнейшее продолжение цепи поляризующего тока был введен мультипликатор, настолько чувствительный, чтобы мог показывать присутствие мышечных токов, и чашечка с ртутью для замыкания и размыкания тока. Когда шашки реохорда приближены по возможности к mn, тогда ветвь тока, идущая через нерв, почти $= 0$; с удалением же шашек от mn сила ее возрастает. B представляет первичную спираль. Она приводится в действие гальваническим элементом A, в цепь которого введен электромагнитный замыкатель и размыкатель тока. C — вторичная спираль; ее концы связаны с цинковыми электродами, лежащими на нерве. Мышца (gastrocnemius лягушки) связывается сухожилием M с миографом Пфлюгера. Каким образом

приготовляется для этих опытов движущий аппарат, было уже описано выше. При описании миографа Пфлюгера было уже упомянуто, каким образом можно приделать к нему пару цинковых электродов; стало быть, понятно, каким образом придать и вторую. Опыт начинается при возможно слабом поляризующем и раздражающем токе. Для этого шашки придвинуты близко к *mn* и вторичная спираль настолько отодвинута от первичной, что в мышце получается едва заметное сокращение без действия на нерв поляризующего тока. Когда величина этого сокращения уже отмечена на стеклянной пластинке миографа, то замыкают цепь постоянного тока и нерву сообщают новый индукционный удар. Полученную величину сокращения сравнивают с первой.

Описавши таким образом метод исследования, условимся в принятой здесь номенклатуре. Через это значительно облегчится труд словесного описания относящихся сюда явлений. Постоянный ток называется поляризующим, индукционный — раздражающим; часть нерва, заключенная между электродами первого,— межполюсною; пространство же вне их носит название внеполюсного. Изменение раздражительности около положительного полюса (анода) батареи, называется анэлектротоном; около отрицательного (катода) — катэлектротоном. Следовательно, как анэлектротон, так и катэлектротон, могут быть вне- и межполюсные. Кроме того, смотря по направлению поляризующего тока относительно центрального и периферического конца нерва, как анэлектротон, так и катэлектротон могут быть восходящим и нисходящим. Первое в том случае, если сам поляризующий ток имеет восходящее направление, другое — при противном условии.

Приступим теперь к фактической стороне вопроса. Начнем с слабых поляризующих токов и слабых индукционных ударов. Сумма изменений, представляемых при этом условии нервом со стороны его раздражительности, может быть резюмирована так: вне полюсов поляризующего тока раздражительность возвышена около катода, понижена около анода;

изменение это не зависит от направления поляризующего тока; но с удалением от места приложения последнего к нерву оно абсолютно уменьшается по величине, так что с постепенным удалением от отрицательного полюса повышение раздражительности делается $=0$, а с удалением от положительного то же делается с понижением раздражительности.

Проверим эти результаты на опыте.

Первый случай (рис. 61). Поляризующий ток лежит ближе к центру, раздражающий ближе к мышце. Цепь первого разомкнута. Нахожу minimum сокращения при размыкательном индукционном ударе, идущем по нерву в восходящем направлении. Замыкаю поляризующий ток в том же направлении и [наношу] новый индукционный удар нерву: сокращения, как видите, нет. Изменяю направление поляризующего тока и снова удар в восходящем направлении:— сокращение значительно усилилось против прежнего. Остановимся и разберем явления. Когда поляризующий и раздражающий токи оба имели восходящее направление, то последний лежал около положительного полюса первого. Электротоническое движение, вызываемое в нерве обоими токами, суммировалось между собою арифметически, следовательно, нарастало, а между тем сокращения все-таки не было. Когда, напротив, направление поляризующего тока изменилось, то сокращение выросло, несмотря на то, что здесь электротоническое движение должно было ослабляться по причине противоположного направления обоих токов. Отсюда родится сама по себе чрезвычайно невероятная, но все-таки требующая решения, мысль, не стоит ли изменение раздражительности в связи с отношением направлений поляризующего и раздражающего токов. Решение очень просто: если бы предположение было справедливо, тогда выходило бы, что усиление раздражительности бывает при противоположных направлениях токов, ослабление — наоборот. Возьмем же поляризующий ток в восходящем направлении, а индукционный в обратном. Сокращение не только не усилилось, но и ослабело (раздражающий ток лежит

опять около положительного полюса). Замыкаю постоянный и раздражающий ток в нисходящем направлении,— получается не ослабление, а усиление раздражительности; раздражающий ток лежит около отрицательного полюса поляризующего. Итак, последнее предположение несправедливо, результат же, высказанный перед опытами, подтверждается.

Второй случай (рис. 62). Поляризующий ток лежит ближе к мышце, чем раздражающий. И здесь, при каком угодно

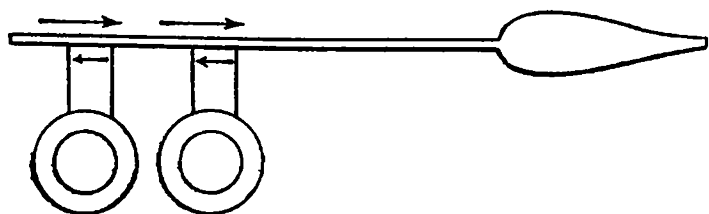


Рис. 61

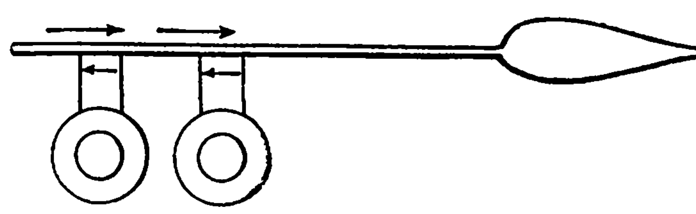


Рис. 62

направлении последнего, усиление раздражительности получается в тех случаях, когда поляризующий ток замкнут в восходящем направлении; при противном условии — всегда ослабление. Другими словами, когда раздражение находится около отрицательного полюса поляризующего тока, то сокращение усилено; в противном случае — ослаблено. Следовательно, вообще для слабых поляризующих токов законность в изменении нервной раздражительности, высказанная нами перед описанием опытов, справедлива. Пфлюгер подтвердил ее еще другим рядом опытов, где модифицировал или форму раздражителя, или форму поляризующего тока. Так, вместо размыкательных индукционных ударов он действовал на нерв замыкательными или же раздражал этот орган химически — крепким водным раствором поваренной соли. При последнем способе раздражения нужно обыкновенно ждать минут 5, прежде чем начнутся подергивания мышцы; тогда замыкание поляризующего тока в таком направлении, чтобы к месту раздражения был обращен отрицательный полюс, производит мышечный столбняк; в противоположном, напротив, успокаивает сокращавшуюся мышцу. Как поляризующий ток, он брал мышечный или нервный (рис. 63 и 64) и получал даже

при последнем условии усиление раздражительности около отрицательного полюса (поперечного разреза) и ослабление около положительного (продольной поверхности).

Теперь остается еще показать, что нарастание и ослабление раздражительности идут, абсолютно уменьшаясь в величине, с удалением от полюсов поляризующего тока. Здесь приходится передвигать место раздражения по длине нерва, и потому нужно постоянно иметь в виду, что уже независимо

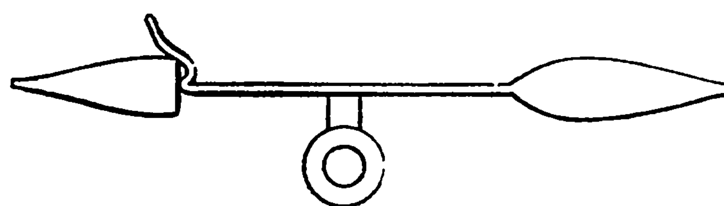


Рис. 63

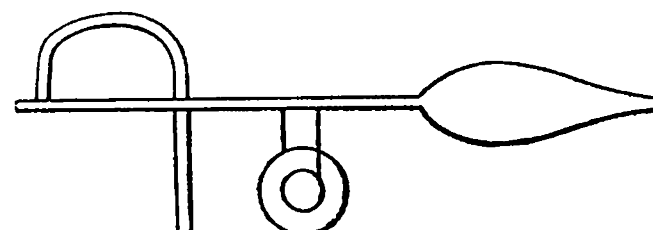


Рис. 64

от поляризации орган этот в различных точках представляет различную раздражительность, нарастающую вообще от периферического конца к центральному. Чтобы показать вам, каким образом Пфлюгер, доказывая новую сторону электротонических явлений, устраняет это влияние и употребляет его иногда даже с пользой для своих доказательств, я приведу примеры.

Положим, поляризующий ток лежит от мышцы дальше раздражающего и имеет восходящее направление (рис. 65). Тогда отодвиганием раздражающего тока от положительного полюса к мышце раздражаются постепенно точки менее и менее чувствительные при нормальных условиях нерва. Теперь же, при восходящей поляризации, это приближение электродов к мышце ведет сначала к усилению сокращения, и потом уже величина последнего снова начинает уменьшаться. Отсюда следует a fortiori, что с удалением от положительного полюса раздражительность постепенно возрастает, пока не достигнет нормальной величины.

Когда поляризующий и раздражающий токи лежат относительно мышцы попрежнему, но первый имеет нисходящее

направление, то Пфлюгер оставляет неподвижным раздражающий ток, а отодвигает постепенно к центру поляризующий. При этом место раздражения остается постоянным. Уменьшение же величины сокращений ясно показывает, что раздражительность с удалением от катода ослабевает (рис. 66).

Разбирать, как следует передвигать электроды при другом положении токов относительно мышцы, кажется, нечего. Из

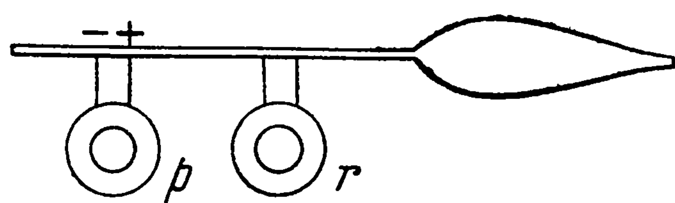


Рис. 65

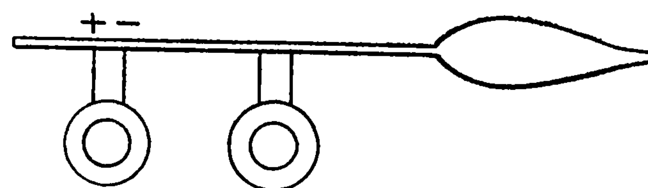


Рис. 66

приведенных примеров приемы эти должны быть для всякого ясны. Итак, и вторая часть общего положения, высказанная перед опытами, справедлива. Таким образом, мы имеем новое подтверждение того, что в основе изменения нервной раздражительности под влиянием постоянного тока лежит, действительно, поляризация нерва. Вы помните, в самом деле, что явления электротона значительно ослабевают с удалением от электродов поляризующего тока; то же самое имеет, как видите, место и относительно изменений раздражительности. Кроме того, оказывается, что величина мышечного сокращения представляет более чувствительный реактив на поляризацию нерва, чем стрелка мультипликатора: последняя не двигается, если поляризовать нерв таким слабым током, как нервный, а величина сокращения при этом условии изменяется.

XXI

Влияние величины межполюсного пространства и силы поляризующего тока на степень изменения нервной раздражительности.— Изменения последней в межполюсном пространстве.— Последовательные изменения раздражительности поляризованного нерва.— Параллель между движением поляризации и возбуждения по нерву

Под конец прошлой лекции проведена была параллель между явлениями поляризации нерва и изменением его раздражительности. Сегодня эта параллель выступит перед вашими глазами еще ярче, когда будет доказано, что все условия, усиливающие поляризацию, действуют точно так же и на изменения раздражительности. Возьмем, например, увеличение межполюсного пространства. Из лекций о нервном электротоне вы помните, что при этом условии электрическое изменение нерва хотя и усиливается, но прямым опытом получить этого эффекта нельзя, по причине ослабления силы поляризующего тока с увеличением межполюсного пространства. Здесь же эффект получается без всяких побочных уловок: стоит только отодвинуть один электрод поляризующего тока от другого. Отодвигать же, конечно, нужно всегда тот, который лежит дальше от раздражающего тока, иначе в явление вмешивалось бы изменение расстояния между электродами постоянного и индукционного токов. Итак, кроме новой аналогии между явлениями поляризации нерва и изменением его раздражительности, вы имеете новое доказательство, что поляризация резче выражается величиной мышечного сокращения, чем отклонением магнитной стрелки.

Обращаюсь теперь к влиянию силы поляризующего тока.

Первый случай (рис. 67). Поляризующий ток дальше от мышцы, чем раздражающий. Эффект усиления первого может быть вообще выражен так: как усиление раздражительности близ катода, так и ослабление около анода абсолютно увеличиваются. Кроме того, сфера внеполюсных изменений раздражительности расширяется, т. е. они становятся ощу-

тительными на бо́льшем против прежнего расстоянии от электродов поляризующего тока. Показать все это на опыте чрезвычайно легко. Если поляризующий ток имеет нисходящее направление, то достаточно, как видите, самого слабого индукционного удара, чтобы получить чуть не maximum мышечного сокращения. Двигайте электроды раздражающего тока к мышце, и вы увидите, что во всех точках раздражительность повышена против нормальной. Если, наоборот, поляризующий ток имеет восходящее направление по нерву, то сравнительно сильные индукционные удары близ положительного полюса остаются без действия. Когда поляризующий ток приложен к нерву в восходящем направлении близ самой мышцы, то можно доказать опытом, что поляризующее влияние его распространяется и на внутримышечные ветви. Вот форма этого замечательного опыта. На стеклянную пластинку наклеены две амальгамированные цинковые *aa* (рис. 68) в расстоянии примерно 4 см друг от друга. Пластинки эти покрываются подушками, смоченными цинковым купоросом, а сверху белочными со стеклышками. Посредине между цинковыми пластинками кладут подушку *b*, смоченную цинковым раствором, с белочной покрышкой и стеклышками. Препаруются обе икряные мышцы лягушки, но одна с нервом, другая без него, и кладутся на *aba* одинаковыми поверхностями и соответствующими концами в одну сторону. Нерв одной из мышц кладется на электроды сильной батареи (по крайней мере 4 больших элемента Даниэля), которая

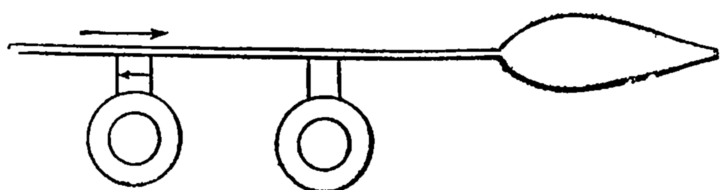


Рис. 67

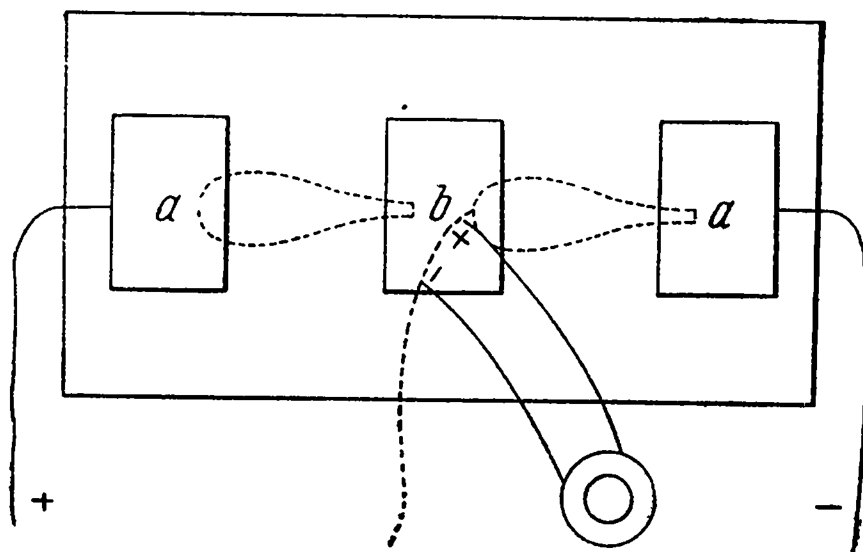


Рис. 68

в начале опыта не замкнута. Цинковые пластинки *aa* связаны с концами вторичной спирали индукционного аппарата. Находят наименьшую силу индукционного удара, при которой обе мышцы начинают сокращаться, и замечают положение второй спирали относительно первичной. Потом замыкают цепь постоянного тока и сообщают мышцам новый удар. Лишенная нерва сокращается попрежнему; та же, которой нерв поляризуется восходящим током, молчит. Нужно довольно значительно против прежнего приблизить вторую спираль к первой, чтобы и в последней мышце снова появилось сокращение. Но тогда в ней оно едва заметно, а в другой делается уже очень сильным. Вы знаете, с одной стороны, что нерв раздражительнее мышцы, с другой, вам известно, что в прямом возбуждении последнего органа играет, конечно, роль и возбуждение ветвящихся в нем нервов; следовательно, смысл опыта ясен. Он показывает, что восприимчивость внутримышечных нервных ветвей в мышце, которой нерв поляризуется восходящим током, значительно понижена. Кюне думает даже, что усилением поляризующего тока можно совершенно парализовать внутримышечные нервные ветви. Он допускает in musculo sartorio лягушки места, лишенные нервов, определяет степень их раздражительности, поляризует сильным восходящим током мышечный нерв, сравнивает раздражительность мест мышцы, богатых нервами, с раздражительностью тех, которые вовсе лишены последних, и находит их равными. Отсюда, конечно, логически следует полный паралич внутримышечных ветвей; но мнение Кюне требует еще настолько доказательств, насколько места в мышце, лишенные нервов, представляют гипотезу. Во всяком же случае, он доказал строгими опытами, что паралич внутримышечных нервов от восходящего тока сильнее, чем при отравлении животного кураре. На этом основании в XII лекции и было замечено, что наука не имеет фактора более могучего, чем американский стреловой яд, для физиологического изолирования мышечной ткани от распространенных в ней нервов.

Разберем теперь второй случай, когда поляризующий ток находится к мышце ближе, чем раздражающий (рис. 69). При нисходящем направлении первого раздражение лежит около анода, и потому получается, как видите, ослабление мышечного сокращения. Нетрудно показать, что оно тем сильнее и занимает тем больше пространства, чем сильнее поляризующий ток. Следовательно, эффект остается в сущности тем же, что и при слабой поляризации нерва. Но если постоянный ток силен и имеет восходящее направление, то получается не усиление раздражительности, как следовало бы ожидать, а, напротив, ослабление ее. Раздражение лежит тогда, в самом деле, около катода. Это явное противоречие законности, выведенной нами для слабых токов, объясняется однако тем, что раздражение на пути от отрицательного полюса постоянного тока к мышце должно пройти через точки нерва, лежащие около анода, которых восприимчивость к раздражению при сильном токе почти уничтожена. Следовательно, и здесь можно допустить, что около катода раздражительность собственно возвышена, но этого нельзя заметить, потому что раздражению приходится проходить через парализованные точки нерва*.

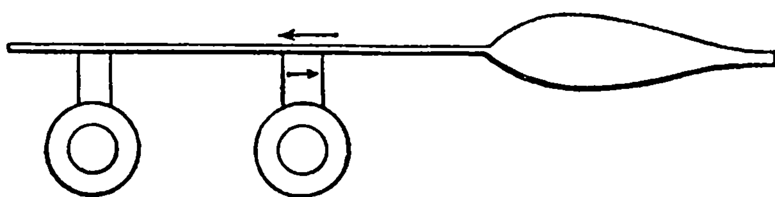


Рис. 69

Таким образом, резюмируя все до сих пор сказанное об изменении нервной раздражительности под влиянием постоянного тока, получим, что при поляризации нерв распадается на две половины с противоположными изменениями раздражительности: около положительного полюса она понижена, около отрицательного повышена. Такое изменение относится, однако, только к точкам нерва, лежащим вне

* Когда будем говорить об общем изменении раздражительности в межполюсном пространстве, тогда эта мысль будет фактически доказана.

электродов поляризующего тока. О том, что делается с раздражительностью точек межполюсного пространства, до сих пор еще не было речи, и потому мы приступим теперь к этому вопросу.

Всякий согласится, конечно, что a priori всего естественнее предполагать точно такое же изменение раздражительности в межполюсном пространстве, какое найдено вне электродов поляризующего тока, т. е. повышение ее около катода и ослабление около анода. Тогда оба противоположные изменения межполюсного пространства должны были бы сходиться между собою в индифферентной точке и на сцену выступил бы новый важный вопрос о положении последней относительно электродов поляризующего тока при различных условиях, т. е. когда точка эта лежит посредине, дальше или ближе к тому или другому полюсу постоянного тока. Все эти вопросы решены Пфлюгером. Он исследовал как раздражительность в отдельных точках межполюсного пространства, так и общую раздражительность последнего при поляризующих токах различной силы. В опытах первого рода употреблялось химическое раздражение поваренной солью, и для межполюсного пространства действительно найдены те же изменения раздражительности, какие описаны для частей нерва, лежащих вне электродов поляризующего тока, т. е. повышение ее около катода и ослабление около анода. Кроме того, он заметил, что при слабых токах сфера межполюсного катэлектротона значительно превышает сферу анэлектротона; индифферентная точка лежит, следовательно, ближе к положительному полюсу. С усилением же поляризующего тока она быстро подвигается к отрицательному, так что при сильных токах межполюсный катэлектротон открыть очень трудно. Описывать форму опытов нечего — она понятна сама собой; следует лишь сказать, почему при них Пфлюгер принужден был употреблять одно химическое раздражение. Это потому, что здесь, по самому смыслу опытов, нужно было раздражать нерв на возможно меньшем пространстве, чтобы послед-

нее приближалось, так сказать, к величине точки, а при электрическом раздражении вследствие ветвления тока от электродов в стороны достичь этого невозможно. Да и при химическом раздражении условие это выполняется настолько несовершенно, что результаты Пфлюгера можно получить лишь при посредстве очень большого числа опытов. Оттого

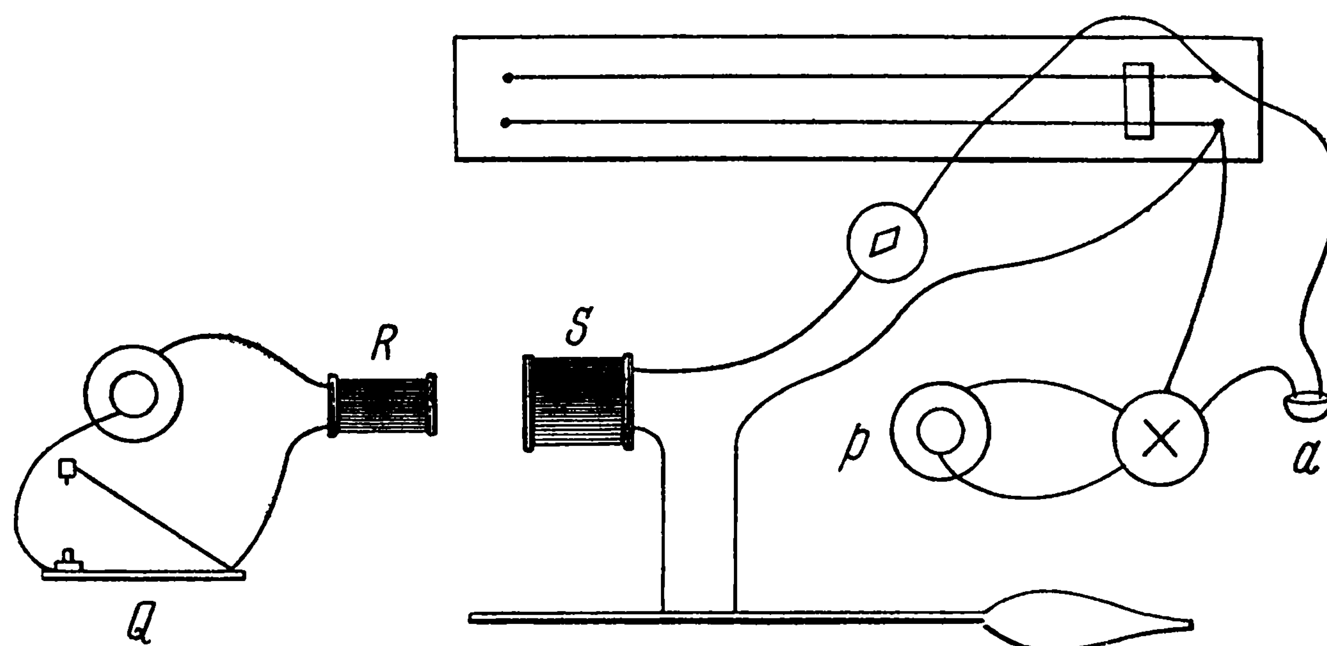


Рис. 70

опыты эти принадлежат к числу кабинетных. Для исследования общей раздражительности всего межполюсного пространства Пфлюгер поступал следующим образом: в цепь поляризующего тока *p* (рис. 70) вводилась, сверх коммутатора, реохорда и мультипликатора, вторичная спираль *S*. В цепь же первичной *R* были введены электромагнитный замыкатель и размыкатель тока *Q*. Поляризующий ток замыкался и размыкался в точке *a*. Сначала нерву сообщался индукционный удар при открытой цепи *p*; потом другой удар при замыкании ее в *a*. При слабом поляризующем токе, каково бы ни было его направление в нерве относительно индукционного, всегда получалось нарастание величины мышечного сокращения. С усилением тока это нарастание делалось меньше и, наконец, переходило в отрицательную величину, т. е. мышечное сокращение ослабевало или вовсе исчезало. Результат этот совершенно согласен с тем, что было сказано относительно изменения раздражительности в отдельных точках

межполюсного пространства: катэлектротоническое изменение нерва превосходит анэлектротоническое при слабых поляризующих токах, при сильных же бывает наоборот. В этом и лежит разгадка, почему при сильной восходящей поляризации нерва раздражение около отрицательного полюса недействительно.

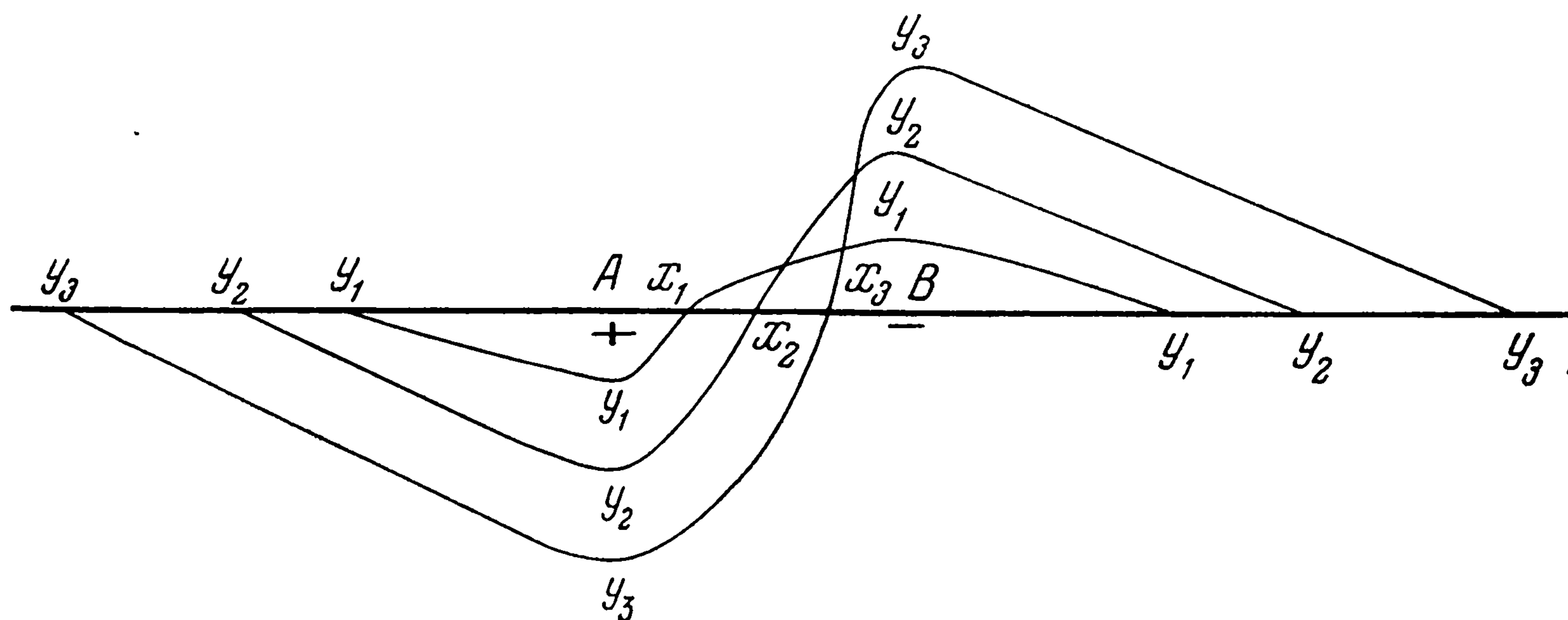


Рис. 71

Теперь мы имеем право сказать, что распадение нерва под влиянием постоянного тока на две половины с противоположными изменениями раздражительности относится не только к частям этого органа, лежащим вне полюсов поляризующего тока, но ко всем точкам по длине нерва. Таким образом, если принять длину нерва за абсциссу (рис. 71), в точках A и B приложить к нему электроды поляризующего тока и за ординаты принять величины мышечного сокращения при раздражении более или менее сильно поляризованного нерва в различных точках его длины, то кривыми $y_1y_1y_1y_1$, $y_2y_2y_2y_2$ и $y_3y_3y_3y_3$ выразятся изменения раздражительности по всей длине нерва. Первая соответствует слабой поляризации, индифферентная точка ее x_1 лежит ближе к положительному полюсу, чем к отрицательному. Вторая кривая соответствует току средней силы. Сфера внеполюсных изменений стала уже шире, чем в первом случае; x_2 подвинулся от анода к катоду. Кривая $y_3y_3y_3y_3$ соответствует изме-

нению нерва сильным постоянным током. x_3 лежит близ отрицательного полюса, самые ординаты выше, чем в прочих кривых.

Здесь можно было бы остановиться и приступить к выводам из собранных доселе фактов; но ради большей округленности заключений, я позволю еще описать последовательные изменения раздражительности нерва за действием на него постоянного тока. Сумма относящихся сюда явлений может быть резюмирована таким образом: вслед за прекращением поляризации нерв представляет изменение раздражительности, противоположное тому, которое существовало во время действия на него постоянного тока: около катода раздражительность понижена, около анода повышена. Первое, т. е. катэлектротоническое, последовательное изменение длится, однако, чрезвычайно мало времени (несколько секунд) и снова переходит в повышение раздражительности; поэтому его без особенных уловок проследить трудно; повышение же раздражительности около анода продолжается минуты и легко доступно исследованию. Как то, так и другое изменение выражено тем резче, чем сильнее и продолжительнее была поляризация. В последнем отношении существует, как видите, совершенная параллель между описываемыми явлениями и последовательными электротоническими изменениями нерва; в обоих случаях продолжительность действия поляризующего тока играет важную роль в силе явлений. Это условие влияет, вероятно, и на непосредственные изменения поляризованного нерва; но вопрос этот до сих пор еще мало разработан. Последовательные изменения нервной раздражительности, подобно первичным, выражены всего резче около полюсов постоянного тока; с удалением от последних они ослабевают.

Опыты, которыми подтверждаются все эти явления, остаются по форме совершенно такими же, как при исследовании непосредственных изменений нервной раздражительности под влиянием постоянного тока. Разница, разумеется,

лишь в том, что здесь нерв раздражается прежде всего перед замкнутием постоянного тока, потом вслед за разомкнутием его; притом когда хотят определить последовательные изменения около катода, то нужно стараться раздражать нерв как можно быстрее за прекращением поляризации. При действии на нерв слабыми постоянными токами, которых размыкание не дает (на свежих нервах) мышечного сокращения, Пфлюгер достигал этого тем, что намагничивал спирали электромагнитного замыкателя ветвью самого поляризующего тока, так что между размыканием последнего и действием индукционного удара на нерв протекало лишь время, необходимое для размагничивания спиралей и падения молотка с данной высоты. Что касается до последовательных изменений нервной раздражительности в межполюсном пространстве, то здесь следовало ожидать мгновенного понижения ее вслед за действием слабых поляризующих токов, когда катэлектротоническое изменение превышает анэлектротоническое, и затем снова повышения раздражительности; за действием же токов средней силы и сильных должно было непосредственно являться усиление раздражительности. Опыты Пфлюгера, которых форма вам, конечно, понятна, подтвердили и эти ожидания.

Вот сумма фактов, добытых Пфлюгером. Представляя материал, неразнообразный по содержанию, факты эти однако очень богаты последствиями. Они устанавливают, в самом деле, связь между поляризацией нерва и его физиологическим свойством — раздражительностью; при посредстве их самое понятие о нервной раздражительности принимает более определенную форму. Факты эти открывают, наконец, новый ряд вопросов о сущности молекулярных изменений нерва около анода и катода поляризующего тока — вопросов, с решением которых связана разгадка сущности электрического возбуждения нерва. Мы и займемся теперь рассмотрением всех этих вопросов.

Начнем со связи между поляризацией и изменением нервной раздражительности. Вы уже знаете, какая полная аналогия

существует между обоими рядами явлений со стороны их условий *. Мне остается показать здесь аналогию между движением электротонических изменений и раздражения по длине поляризованного нерва. Вы помните, что при слабой поляризации нерва между мышцей и местом раздражения получается или усиление, или ослабление мышечного сокращения, смотря по тому, имеет ли постоянный ток восходящее или нисходящее направление по нерву; если же последний силен, то величина мышечного сокращения во всяком случае уменьшается; другими словами, слабое анэлектротоническое изменение затрудняет лишь движение раздражения, произведенного в самой близи положительного полюса; а при сильной поляризации оно не пропускает через себя и более отдаленного по месту раздражения. То же самое имеет место и при передаче электротонических движений через поляризованные места нерва. В опытах Дюбуа, служащих подтверждением сказанному и произведенных значительно ранее работ Пфлюгера, роль сокращающейся мышцы играет часть нерва, сообщенная с подушками мультипликатора. Место раздражающего индукционного тока занимает постоянный. Большей или меньшей величине мышечного сокращения соответствует большее или меньшее электротоническое изменение, выражающееся отклонениями стрелки. Вот шематическое изображение этих опытов, принадлежащих, по причине тонкости, к кабинетным (рис. 72). Часть нерва A сообщена с концами мультипликатора. Нерв поляризуется в двух различных местах токами p_1 и p_2. Положим, батарея p_1 слабее другой;

---

* В этом отношении существует лишь одна разница: хотя степень электродинамических изменений в нерве при поляризации его и стоит в прямой связи с величиной межполюсного пространства, но связь эта высказывается ясно лишь тогда, когда густота поляризующего тока, ослабевающая при увеличении межполюсного пространства, компенсируется каждый раз до прежней силы; усиление же изменений раздражительности при тех же условиях не требует подобной уловки, разумеется, до известных пределов.

и пусть направление ее тока по нерву будет показанное на фигуре. Тогда другой поляризующий ток лежит близ катода и влияние его на стрелку мультипликатора будет чувствительнее, чем при обратном направлении по нерву p_1, потому что в последнем случае p_2 лежит около анода p_1. Если же p_1 сильнее p_2, то какое бы направление ни имел первый, во всяком случае действие p_2 на стрелку мультипликатора $= 0$. Явления эти не требуют объяснений: они ясно показывают, что для передачи электротонических явлений через поляризованные части нерва существует та же самая законность, как и для движения раздражения. И со стороны скорости распространения обоего рода движений по нерву были деланы опыты Гельмгольцем. В одном случае он раздражал нерв, связанный с мышцей, непосредственно, в другом — посредством приложенного к нему другого нерва, т. е. возбуждал вторичное сокращение с нерва и сравнивал времена между началом раздражения и началом мышечного сокращения в обоих случаях. Из его результатов можно заключить, что быстрота обоего рода молекулярных движений одинакова.

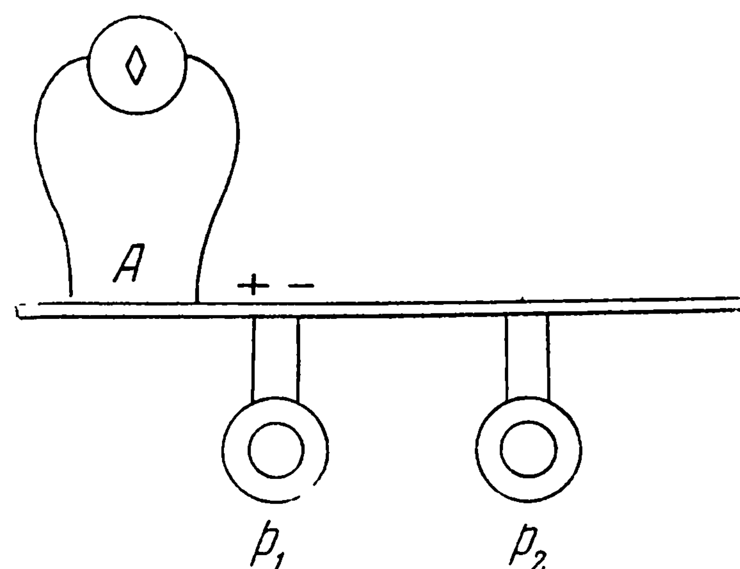


Рис. 72

Итак, нельзя сомневаться в том, что изменение нервной раздражительности стоит в причинной связи с поляризацией нерва. В том же, что изменение это на различных полюсах поляризующего тока имеет противоположный характер, странного ничего нет, если вспомнить, что и при движении электрического тока по простым жидким проводникам эффекты этого прохождения на различных полюсах различны: так при движении тока через слой воды на положительном отделяется кислород, а на отрицательном — водород. Что касается до

связи изменений раздражительности нерва с его электродинамической деятельностью в покоющемся состоянии, то об этом будет речь в заключительной лекции.

XXII

Понятие о нервной раздражительности с точки зрения пфлюгеровских фактов.— Критика существующих воззрений на свойство движущего нерва вызывать тем сильнейшее мышечное сокращение, чем дальше от мышцы лежит по длине нерва место раздражения. — Перерезка нерва, как условие усиления нервной раздражительности

Мы займемся критическим разбором фактов, устанавливающих понятие о нервной раздражительности. Относящиеся сюда вопросы в высокой степени важны, потому что решением их устанавливается, как увидите, и воззрение на одну из сторон молекулярного механизма нервного возбуждения. К сожалению, вопросы эти двинулись вперед лишь в самое последнее время * и некоторых из них я не имел еще возможности проверить собственным опытом. Впрочем, имя ученого, которому принадлежат новые факты, может служить достаточным ручательством за их достоверность. Итак, к делу.

Под нервной раздражительностью разумеют обыкновенно свойства нерва приводить, при известных условиях, называемых раздражением, связанные с ним концевые аппараты в деятельность. Таким образом, выражением раздражительности движущего нерва служит мышечное сокращение, и величина последнего есть в известных границах мерило первой. В этом смысле и называют нераздражительным тот

* Например, важную монографию Гейденгайна «Die Erregbarkeit d. Nerven an verschiedenen Punkten ihres Verlaufes», вышедшую в нынешнем году, я получил только за две недели до того, как пишу эти строки.

нерв, который при раздражении не вызывает мышечного сокращения; в этом же смысле говорилось и об усилении или ослаблении нервной раздражительности при действии на нерв постоянного тока. Последний ряд явлений дал, однако, слову раздражительность более определенный смысл: под ним разумелась не только вообще способность нерва вызывать в мышце сокращение, но и определялись места измененного постоянным током органа, при раздражении которых получалось более или менее сильное мышечное сокращение. Таким образом, явилась возможность допустить для поляризованного нерва, так сказать, местную раздражительность, т. е. принять, что он в различных точках своей длины неодинаково чувствителен к постоянному по величине раздражению. Вместе с этим явилась, конечно, возможность приложить ту же мысль и к объяснению свойства нормального нерва вызывать в мышце тем сильнейшее сокращение, чем дальше от последней по длине нерва лежит место раздражения. А между тем, вы помните, что при изложении условий возбуждения нормального нерва электрическим током это свойство объяснялось иначе: там было сказано, что живая сила движения, вызванного раздражением, нарастает по мере распространения возбуждения по нерву. Которое же из двух объяснений справедливо? Вы понимаете, что с решением этого вопроса связана участь нашего воззрения на одну из сторон механизма нервного возбуждения; следовательно, нужно быть крайне строгим при обсуждении его. Поэтому я и должен вдаться здесь в подробное рассмотрение всех касающихся вопроса фактов.

Пфлюгер считает нарастание живой силы возбуждения, при распространении его по нерву, более вероятным объяснением явления на следующих основаниях: 1) принятие неравномерной раздражительности по длине нерва предполагает неоднородность организации его в различных точках; 2) владея чрезвычайно чувствительным мультипликатором (33 000 оборотов), он нашел, что отрицательное колебание тока при слабой

тетанизации нерва тем сильнее, чем дальше лежит место раздражения от точек нерва, сообщенных с мультипликатором. Нечего, кажется, и прибавлять, что доводы эти имеют значение только в том случае, если раздражение во всех точках длины нерва, действительно, вызывает тем сильнейшее мышечное сокращение, чем дальше лежит эта точка от мышцы. Это-то основание и отнято у них новейшими исследованиями Гейденгайна. Чтобы сделать вам понятною ошибку такого точного исследователя, как Пфлюгер, необходимо сказать несколько слов об употребленном им способе исследования нерва при установлении вопроса о нарастании чувствительности этого органа с удалением места раздражения от мышцы. Для этого представлялось два пути: или определять силу электрического тока, которая бы на различных высотах нерва давала одинаковой (наименьшей) величины мышечное сокращение, или сравнивать между собою величины последнего при одинаковой силе раздражающего тока во всех испытуемых местах по длине нерва. Пфлюгер делал и то и другое; но в строгой форме опыты были произведены лишь в первом направлении. Прежде всего ему было нужно увериться, представляет ли нерв, в частях видимо одинакового поперечного разреза, равные величины препятствия электрическому току. С этой целью он брал постоянную цепь (средства, которыми достигается постоянство, вам известны), вводил в нее мультипликатор и замыкал одинаково длинными, но различными по оси нерва, участками последнего. Отклонения магнитной стрелки оставались приблизительно одинаковыми. Отсюда Пфлюгер, конечно, заключил, что и величины препятствий в частях нерва равных поперечных разрезов равны между собою. Таких опытов он, вероятно, не делал с подколенной частью седалищного нерва лягушки, где ствол делится на две ветви, иначе он, конечно, нашел бы, что сумма поперечных разрезов обеих ветвей больше поперечного разреза непосредственно вышележащей части ствола, как это найдено было в новое время Гейденгайном. Пфлюгер же принял, что и здесь

величина препятствия равна той, которая найдена им для среднего участка ствола. После этого он приступил к решению задачи. Раздражение нерва производилось замыканием постоянного тока (электроды, разумеется, не дающие поляризации и всегда равно отстоящие друг от друга); измерение же силы его, дающей на различных высотах нерва одинаковую величину мышечного сокращения,— длиною металлической проволоки реохорда, введенного в цепь раздражающего тока как побочное замыкание. Для этого ему нужно было сделать в своих опытах обе величины прямо пропорциональными друг другу, а это возможно лишь при условии, чтобы величины препятствий в ветви проводника, заключающей в себе нерв, и неразделенной части его, идущей к реохорду, оставались постоянными и в то же время значительно превосходили величину препятствия, представляемого проволокой реохорда *. Это и было сделано Пфлюгером, но, как показали

* Вот объяснение этого. Ток, развиваемый батареей *p* (рис. 73), идет к реохорду. Здесь в точках *a* и *b* он делится на две ветви: одна *acdb* идет по металлической проволоке реохорда и величина ее препятствия может оставаться постоянной, быть увеличиваема и уменьшаема по произволу. Вместе с этим изменяется, но обратно, и величина препятствия в другой ветви тока *aefb*, заключающей в себе нерв. Если величину препятствия первой ветви обозначим через m, величину второй через n, а сумму препятствий в остальной части проводника, т. е. в самой батарее p и проволоках, идущих от нее к реохорду, через p, то при электродвигательной силе батареи $= e$, сила тока в ветви *aefb*, идущей по нерву,

$$i = \frac{em}{pm + pn + mn}.$$

Если m величина препятствия в реохорде, в сравнении с p и n, почти $= 0$, то и члены знаменателя pm и mn почти равны 0; следовательно

$$i = \frac{em}{pn}.$$

опыты Гейденгайна, не вполне. Отсюда проистекала другая важная ошибка. Третья заключалась, наконец, в том, что Пфлюгер работал над нервами, отделенными от своего центра. Это обстоятельство, как увидите, не осталось без влияния на результаты.

Гейденгайн в новом исследовании вопроса шел тем же путем, что и Пфлюгер, но он умел обойти ошибки, сделанные его предшественником, тем, что работал с нервами, находящимися в связи с нервным центром, и употреблял более точный инструмент (буссоль с зеркалом) как при определении величин препятствий в различных участках нерва, так и при сравнении сил токов, дающих на различных высотах нерва одинаковой величины мышечное сокращение. При измерениях первого рода он нашел, что, начиная по нерву от мышцы, величина препятствия увеличивается до начала ветвления подколен-

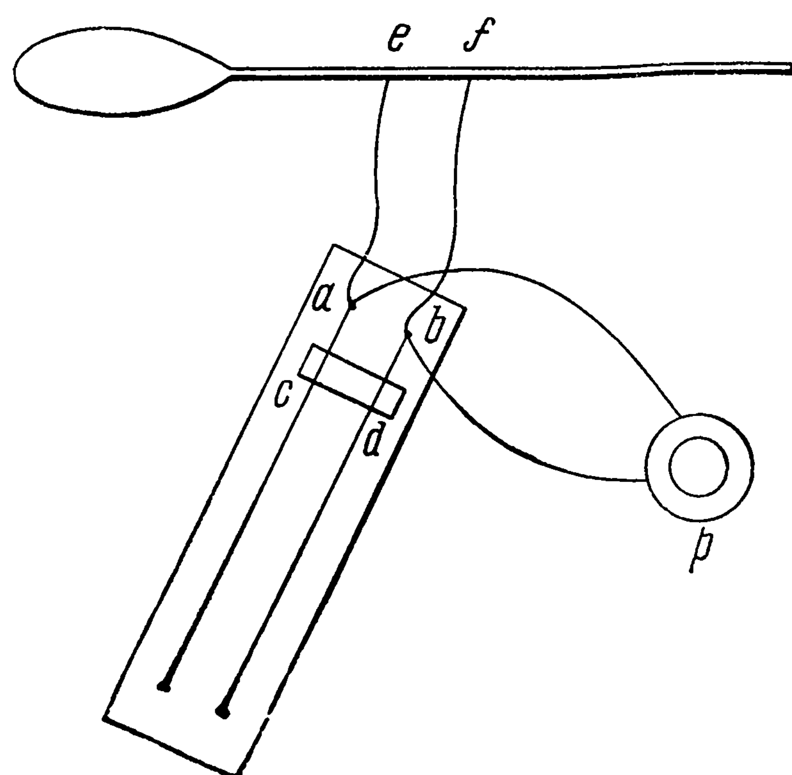


Рис. 73

При другой длине проволоки *acdb* сила тока в ветви *eabf*

$$i' = \frac{em'}{pn}.$$

Отсюда $i : i' = m : m'$. Но для одной и той же проволоки величины их препятствий прямо пропорциональны длинам, следовательно силы токов пропорциональны и длинам проволок реохорда. Пропорциональность эта имеет, однако, место лишь в том случае, если в сравниваемых между собою опытах величина n не изменяется; этого же у Пфлюгера, как объяснено выше, не было. Притом он предполагал, что ветвь *eabf* уже по тому самому, что она заключает в себе нерв, представляет несравненно большее препятствие току, чем *acdb*, и потому он не вводил в эту ветвь нового препятствия (увеличивал только p), а между тем опыты показали Гейденгайну, что при расстоянии *ef* (межполюсное пространство) от 2 до 3, m сравнительно с n далеко не равно нулю.

ной части седалищного нерва, отсюда кверху до отделения мышечных ветвей она остается почти постоянной; здесь величина препятствия разом падает до maximum (нерв в этом месте толще, чем где-нибудь); отсюда снова увеличивается до начала нервного сплетения, за которым опять уменьшается. Опыты же с раздражением нерва на различных расстояниях от мышцы показали, что раздражительность, начиная от этого органа, падает до места нижнего ветвления седалищного ствола, по средней части последнего идет, напротив, нарастая с удалением от мышцы, в верхней же части нерва снова замечается ослабление раздражительности с приближением к центру. Если нерв отделен от центра, то раздражительность в последнем участке идет, и по Гейденгайну, нарастая от мышцы к центру. Силы тока, потребные для возбуждения нерва на различных высотах до minimum, даны в его опытах величинами отклонения магнитной стрелки, и числа эти дают в свою очередь возможность выразить относительную раздражительность различных точек нерва в числах, следовательно, и графически. Вот числа одного из его опытов, где испытывались точки нерва от мышцы к центру в расстоянии 6 мм друг от друга, и первая сила тока принята за единицу:

I; 0,58; 0,63; 0,71; 0,86; I,14; I,61; I,39.

Если построить по этим данным кривую линию, то она будет иметь форму волны, которой наибольшее возвышение над абсциссой соответствует месту перехода сплетения в ствол, нижайшая же точка — месту ветвления подколенной части ствола на главные ветви.

Какое бы значение ни имело периодическое изменение раздражительности по длине нерва от его центрального конца к периферическому *, во всяком случае гипотеза

* Гейденгайн видит в этом обстоятельстве выражение волнообразного распространения возбуждения по нерву; но в доказательство такого воззрения приводит пока то, что в некоторых случаях, при значительном числе электрических ударов нерву, зависящих от силы

Пфлюгера о нарастании живой силы возбуждения по мере распространения последнего по нерву должна пасть. Вместе с этим падает и попытка Будге объяснить явления большей раздражительности центральных частей вырезанного из тела нерва против периферических процессом умирания органа, при котором раздражительность, как известно, сначала возрастает, потом падает. Мнение о таком влиянии смерти на нервную раздражительность имеет, конечно, основание, и оно было рассмотрено нами прежде; но так как границы этого изменения до сих пор еще не определены ни относительно времени, ни по их распространению в нерве, то есть случаи, где злоупотребляли явлением при объяснении фактов, в основе которых лежат другие причины. Один такой пример вы сейчас видели, другой мы теперь рассмотрим. Вслед за тем, как Пфлюгер доказал нарастание раздражительности в отделенном от центра нерве, с удалением места раздражения от мышцы, в науке явилась мысль, что явление это зависит, может быть (по крайней мере частью), от того, что при передвигании электродов от мышцы к центральному концу нерва место раздражения более и более приближается к искусственно образованному поперечному разрезу нерва. В пользу такого мнения были приведены факты усиления нервной раздражительности каждый раз, как отрезывался кусок нерва, лежащий от мышцы за электродами раздражающего тока, причем, конечно, место раздражения, оставаясь неизменным относительно продольной оси нерва, приближалось к поперечному разрезу последнего. В то же время было найдено, что чем ближе отрезан кусок нерва к месту раздражения, тем нарастание раздражительности значительнее. Пфлюгер, повторяя эти опыты, придал им, однако, совершенно другое значение. Он говорит: если раздражитель-

---

их (от 400—3000 в 1 сек.) мышечный столбняк исчезает. Это исчезновение он объясняет взаимным уничтожением возбудительных волн вследствие их интерференции. Вопрос этот разрабатывается им в настоящее время.

ность нерва в месте раздражения еще не начала падать, то отрезывание кусков нерва от его центрального конца, причем место раздражения приближается к искусственному поперечному разрезу, возвышает раздражительность тем, что ускоряет смерть нерва; если же раздражительность в месте раздражения начала падать, то отрезывание центральных кусков не только не возвышает, но, напротив того, ослабляет мышечное сокращение. Следовательно, дело здесь не в укорочении пространства между местом раздражения и поперечным разрезом, а в более быстром умирании нерва при отрезывании кусков от его центрального конца. Гейденгайн в своем новейшем исследовании, не отрицая ускорения смерти нерва при отрезывании кусков от его центрального конца, приводит даже положительные факты в пользу этого влияния, но тем не менее продолжает утверждать попрежнему о значении расстояния между местом раздражения и искусственным поперечным разрезом на том основании, что ему удавалось получать усиление раздражительности при перерезке нерва (спорном укорочении пространства между раздражением и поперечным разрезом) и в тех периодах, где раздражительность последнего в месте раздражения начинала уже падать. Легко заметить, что Гейденгайн в своем споре с Пфлюгером оставил совершенно в стороне вопрос о том, не есть ли усиление нервной раздражительности при укорочении пространства между местом раздражения и поперечным разрезом последствие молекулярного потрясения нерва при отрезывании кусков от его центрального конца; а такой вопрос здесь, конечно, совершенно естественен, и прежде его решения Гейденгайн не имел собственно права говорить о значении укорочения пространства между местом раздражения и поперечным разрезом. Вопрос разработан в самое последнее время, и с этой новой точки зрения найдено именно средство изучать влияние перерезки нерва на нервную раздражительность, без укорочения пространства между местом раздражения и свободным концом органа. Исследова-

ние показало, что самый акт перерезки нерва, независимо от других совпадающих с ним условий, производит усиление нервной раздражительности; следовательно, теория Гейденгайна теряет свое основание, да и воззрение Пфлюгера оказывается недостаточным. Новое исследование дает повод думать, что перерезка нерва оставляет по себе в этом органе молекулярное изменение, подобное тому, которое следует за сильным электрическим ударом.

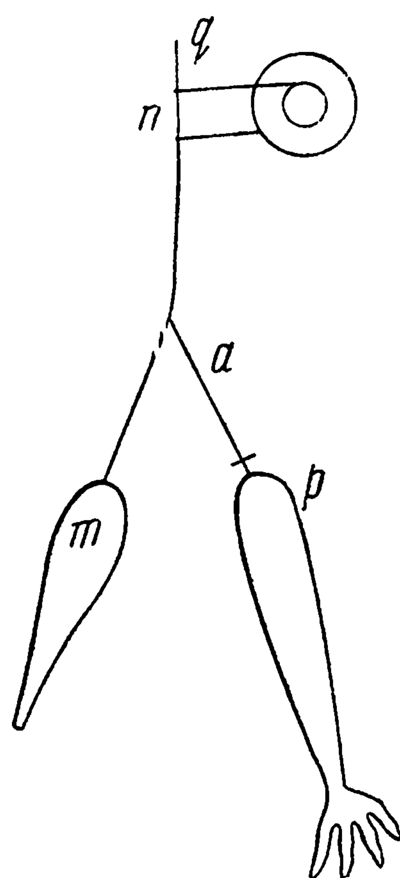


Рис. 74

Вот форма опытов, доказывающих высказанные мысли. Из тела лягушки отделяется голень в связи с седалищным нервом и нижним отрезком бедренной кости; перерезывается ахиллова жила и икряная мышца отщепляется от прочих, оставаясь в связи с мышцами бедренной кости; мышца эта связывается с миографом Пфлюгера и определяется сила индукционного удара, способного вызвать minimum мышечного сокращения при раздражении нерва в каком-нибудь месте; вслед за тем перерезывается та ветвь седалищного нерва, которая снабжает веточками все мышцы лапы и голени, за исключением икряной, и нерв снова раздражается ударом прежней силы. При этом всегда получается усиление сокращения. Вот смысл опытов (рис. 74): при самой перерезке ветви a в икряной мышце m получается так называемое парадоксальное сокращение, совершенно соответствующее тому, которое получается при действии на a электрическим ударом, только обыкновенно слабее, чем в последнем случае. При этой перерезке в волокнах, идущих к m, не происходит никаких органических изменений, которые ускоряли бы смерть их; не происходит и укорочения пространства между поперечным разрезом и местом раздражения, потому что точку приложения раздражающего тока к нерву n можно выбрать на такой высоте, чтобы расстояние ее от q было

значительно меньше, чем от *p*. И несмотря на все это, перерезывание *a* не только в первый, но и во второй, в третий и в четвертый раз, т. е. дальше и дальше от мышцы, производит усиление сокращения *m*. Ясно, что в этом усилении не играет роли ни умирание ветвей, идущих к *m*, ни уменьшение расстояния между поперечным разрезом и местом раздражения: дело в том молекулярном движении, которое вызывает в нерве перерезка его ветвей. В пользу же того, что это молекулярное движение подобно тому, которое следует за электрическим ударом, говорит парадоксальное сокращение *m* при перерезке *a*.

Итак, вы видите, что новое, повидимому, условие нарастания нервной раздражительности сводится в сущности на причины, подобные действию электрического тока. Как понимать это нарастание раздражительности вообще, мы увидим в следующий раз.

XXIII

Смысл изменений нервной раздражительности около положительного и отрицательного полюса поляризующего тока.— Закон возбуждения движущего и чувствующего нерва постоянным током

Сегодня мы займемся рассмотрением самых существенных выводов из работы Пфлюгера, именно смыслом тех изменений, которые претерпевает нервная раздражительность на различных полюсах поляризующего тока, т. е. понижением или даже совершенным уничтожением ее около положительного электрода и повышением около отрицательного. Начнем с первого изменения.

Вы знаете, что бóльшая или меньшая нечувствительность нерва к раздражению около анода есть явление, проходящее с прекращением действия поляризующего тока; в органе является не только прежняя, но даже усиленная чувствительность к раздражению. Отсюда ясно следует, что в основе

анэлектротонического изменения не лежит какое-нибудь разрушение нервной ткани даже в тех случаях, когда при сильных постоянных токах нерв представляется на вид совершенно парализованным. В чем же может заключаться такое изменение? Первая являющаяся здесь мысль заключается, конечно, в том, что, может быть, около анода способность нерва проводить раздражение понижается и понижение это растет с усилением тока. Как же развить эту мысль в опыте? Наука дает для этого средство и очень простое. Бо́льшая или меньшая способность нерва проводить по длине своей раздражение выражается быстротою движения этого возбуждения, а для измерения последней даны, как вам известно, средства Гельмгольцем. Стоит, следовательно, определить время движения возбуждения по нерву от какой-нибудь постоянной точки его длины при нормальных условиях и потом измерять ту же величину в случае, когда выше (т. е. дальше от мышцы) места раздражения нерв поляризуется восходящим током более или менее сильно. Сравнение соответствующих величин решает дело. Такие опыты были произведены и найдено, что при поляризации нерва быстрота движения возбуждения, сообщенного ему около положительного полюса, уменьшается и замедление это тем значительнее, чем сильнее и продолжительнее поляризация, так что при известной силе последней быстрота делается $= 0$. Паралич нерва около анода, следовательно, объяснен. После этих опытов нужно было ожидать, что при сильной поляризации нерва, в каком угодно направлении, между мышцей и местом раздражения должно происходить также замедление быстроты движения возбуждения, потому что при этих условиях всегда получается ослабление мышечного сокращения. Опыт оправдал эти ожидания. Но он показал вместе с тем одно странное, повидимому, обстоятельство: и при слабых поляризующих токах восходящего направления, когда место раздражения лежит около катода и когда получается усиление мышечного сокращения, быстрота движения возбуждения

тем не менее замедляется. Ясно, что если анэлектротоническое изменение нерва заключается в ослаблении способности его проводить раздражения, то из этого нельзя еще делать обратного заключения для изменений около отрицательного полюса. Опыты в самом деле показали, что и здесь быстрота движения возбуждения понижена, и тем значительнее, чем сильнее и продолжительнее была поляризация. Сравнение изменения быстроты возбуждения около обоих полюсов показало, однако, что в сфере положительного полюса замедление сильнее, чем около катода. Обстоятельство это, конечно, важно, но им не объясняется известная вам противоположность в изменении нервной раздражительности около обоих полюсов поляризующего тока. Для этого нужно было принять еще какое-нибудь особенное изменение нерва около отрицательного полюса против положительного, и это было сделано Пфлюгером. Он допустил, что при замыкании тока нерв возбуждается только в сфере отрицательного полюса, а при размыкании его только в сфере положительного, или, как выразился Пфлюгер: нерв возбуждается только началом катэлектротона или концом анэлектротона. Предположение свое, как увидите после, он подкрепил несколькими опытами и тем, что оно чрезвычайно легко объясняет все явления возбуждения нерва токами различной силы и различных направлений. Кроме того, предположение это рядом новейших опытов (и о них речь будет ниже) доведено до степени несомненной истины; тем не менее в высказанной Пфлюгером форме оно все еще не объясняло нарастания нервной раздражительности около катода поляризующего тока. Пфлюгер говорит, в самом деле, только о возбуждении нерва началом катэлектротона, т. е. молекулярным движением при начале замыкания тока, нарастание же раздражительности совпадает, как вам известно, с тем временем, когда последний замкнут. Дело другого рода, если бы он предположил, что возбуждение нерва около катода происходит во все время действия постоянного тока и эффект этого возбуждения лишь

маскируется (за исключением начала и конца) какими-нибудь обстоятельствами; тогда усиление мышечного сокращения было бы понятно. Мы и увидим в скором времени, что есть факты, говорящие в пользу последнего мнения; теперь же обратимся к тем, которые доказывают, что при замыкании тока нерв возбуждается лишь в сфере отрицательного полюса, а при размыкании только около анода. Пфлюгер доказал прямым опытом лишь половину этой мысли: он пропускал через нерв в продолжение долгого времени постоянный ток то в нисходящем, то в обратном направлении, и когда по разомкнутии его мышца приходила в тетаническое сокращение, он перерезывал нерв между полюсами поляризующего тока. Если последний имел нисходящее направление, то перерезка мгновенно прекращала размыкательный столбняк; при противном же направлении он оставался и по перерезке нерва. В первом случае перерезкой отделялись от мышцы части нерва, бывшие во время поляризации анэлектротонизированными и перешедшие по прекращении действия постоянного тока в возбужденное состояние. Во втором же случае, наоборот, отделялись от мышцы части нерва, перешедшие вслед за прекращением поляризации из возбужденного состояния в противоположное. Этими двумя опытами доказывалось, следовательно, лишь то, что при размыкании тока нерв возбуждается молекулярным движением около анода, а не в сфере отрицательного полюса. Не доставало, следовательно, подобных же опытов с замыканием тока. Два года тому назад они были сделаны Шово в следующей форме: на живой лошади он обнажал оба личные нерва, прикладывал электроды, идущие от второй спирали к стволам обеих сторон и раздражал слабыми индукционными ударами. Сокращение происходило только в той половине лица, где на нерве лежал отрицательный полюс. При слабых токах живые нервы возбуждаются, как известно, только началом, а не концом тока (замыканием, а не размыканием), следовательно, в опытах Шово сокращение от индукционных ударов вполне соответствует сокраще-

нию от замыкания постоянного тока. Впрочем опыт Шово легко повторить на лягушке при последней форме раздражения. Животному перерезывается спинной мозг тотчас над входом в позвоночник нервного сплетения, из которого образуется седалищный нерв, и обнажается ствол последнего в обеих конечностях. Один электрод слабого постоянного тока прикладывается к одному стволу, другой — к другому. Сокращение происходит, как видите, только в той конечности, где к нерву прикладывается отрицательный полюс. В этом опыте устранено одно очень важное возражение против опытов Шово, именно: перерезкой спинного мозга на означенной высоте уничтожена возможность рефлексов от одного нерва на другой, чего не было сделано французским ученым. Но через это не устранено, к сожалению, из опытов последнего еще другого обстоятельства, ослабляющего их значение. При наложении электродов раздражающего тока на соответствующие нервы обеих половин тела, ток идет по одному нерву в восходящем, по другому — в обратном направлении, следовательно, органы находятся не в одинаковых условиях. Поэтому опыты Шово, взятые отдельно, не могут доказать строго мысли Пфлюгера, но, взятые вместе с опытами последнего, они, конечно, имеют значение. Впрочем в последнее время явились исследования Бецольда, возводящие предположение Пфлюгера на степень истины. Он действовал на нерв при неизменном положении электродов замыканием постоянного тока то в нисходящем, то в обратном направлении, (рис. 75) и сравнивал между собою времена, протекающие между моментом возбуждения и началом мышечного сокращения. Если при замыкании токов нерв возбуждается лишь молекулярными изменениями около отрицательного полюса, то при нисходящем направлении тока время между возбуждением нерва и началом мышечного сокращения должно

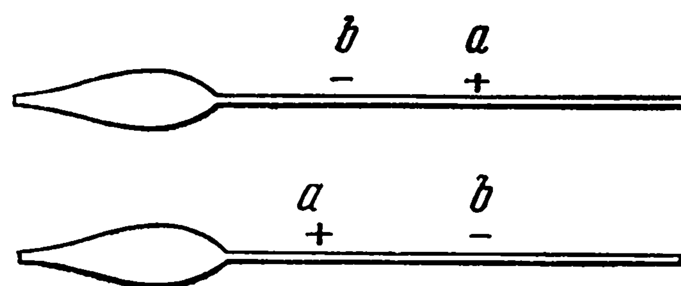


Рис. 75

быть, конечно, менее, чем при обратном направлении раздражителя, и эта разница времен должна соответствовать тому количеству времени, которое нужно для передвижения возбуждения от *b* к *a*. Если, с другой стороны, при размыкании тока нерв возбуждается в месте положительного полюса, то время между размыканием восходящего тока и началом мышечного сокращения должно быть короче, чем в другом случае, и разница времен должна опять соответствовать времени, потребному для передвижения возбуждения от *b* к *a*. Опыт вполне подтвердил эти ожидания. При замыкании тока в направлении *ab* получалось всегда замедление мышечного сокращения против другого случая и замедление было даже значительнее того времени, которое нужно для передвижения раздражения от *b* к *a* при нормальных условиях нерва, потому что здесь раздражение должно было проходить по поляризованному органу. Опыты с размыканием токов тоже дали ожидаемые результаты.

Итак, мысль Пфлюгера оказалась совершенно справедливой. В приложении к объяснению всех явлений возбуждения нерва замыканием и размыканием токов различных направлений (лекции XI и XVI) мысль эта требует лишь следующего пополнения: при поляризации слабыми и средними токами нерв сильнее возбуждается началом катэлектротона, чем концом анэлектротона. Это дополнительное положение имеет экспериментальное основание: вы помните, что при слабой поляризации число нервных частичек с возвышенной раздражительностью значительно превосходит число анэлектротонизированных; следовательно, естественно думать, что и при средних силах поляризующего тока может еще остаться перевес на стороне первых. В пользу же того, что степень возбуждения стоит в прямой связи с массой возбужденных частичек, говорит то обстоятельство, что чем, при одинаковых прочих условиях, больше межполюсное пространство раздражающего тока, тем возбуждение сильнее (лекция XI). Итак, мысль Пфлюгера с означенным пополнением оказы-

вается справедливой. Посмотрим же, насколько объясняются ею явления возбуждения движущего нерва замыканием и размыканием токов различных направлений. Для большего удобства читателей я приведу здесь снова таблицу этих явлений, составленную Пфлюгером.

Сила тока	Восходящий ток	Нисходящий ток
Слабый ток	замыкание — сокращение размыкание — покой	замыкание — сокращение размыкание — покой
Средний ток	замыкание — сокращение размыкание — сокращение	замыкание — сокращение размыкание — сокращение
Сильный ток	замыкание — покой размыкание — сокращение	замыкание — сокращение размыкание — слабое сокращение (?)

Начнем с явлений восходящего тока. Здесь при замыкании тока отрицательный полюс — место раздражения нерва — лежит от мышцы дальше положительного. Возбуждение, проходя по длине нерва к мышце, встречает на пути более или менее анэлектротонизированные части, оттого при слабых и средних силах тока замыкание дает еще сокращение, при сильных же последнее невозможно, потому что части нерва около анода неспособны проводить возбуждение. При размыкании слабых восходящих токов сокращения нет, потому что возбуждение от исчезания анэлектротона вообще слабее, чем от наступления катэлектротона. Когда же восходящий ток усиливается, то нерв, конечно, возбуждается, и это возбуждение легко передается мышце, так как на пути к ней нет препятствия.

При замыкании нисходящих токов катод — место раздражения нерва — лежит ближе к мышце, чем положительный полюс, следовательно, понятно, что сокращение происходит при всякой силе тока. Размыкание же слабого тока не дает сокращения по той самой причине, почему его не бывает при размыкании слабых восходящих токов. Точно так же объясняется и появление размыкательного сокращения нис-

ходящим током средней силы, как это было сделано для тока обратного направления. Что касается, наконец, до явлений размыкания сильных нисходящих токов, то при этом сокращения, как вы знаете, или вовсе не бывает, или оно чрезвычайно слабо. И это обстоятельство объясняется фактами Пфлюгера. Вы помните, что с прекращением поляризации частицы нерва около отрицательного полюса переходят на 1—2 сек. в противоположное, т. е. пониженное, состояние раздражительности. Следовательно, в нашем случае возбуждению, развивающемуся мгновенно вследствие исчезания анэлектротона, приходится пройти через части нерва, не проводящие раздражения, оттого сокращения иногда вовсе не бывает. Появление же слабого объясняется тем, что непосредственное последовательное изменение нерва около катода длится очень ма́ло времени, и когда оно прекращается, то возбуждение около анода, разумеется, уже ослабевшее, все еще продолжается. Этим остатком возбуждения и приводится мышца в сокращение. Вы, конечно, заметили, что при последнем объяснении я сделал как будто маленькую натяжку, приняв, что акт возбуждения, связанный с исчезанием анэлектротона, переживает по времени угнетение раздражительности около катода, следующее непосредственно за размыканием поляризующего тока. До сих пор об этом, правда, не было речи, но мысль эта имеет основание. В пользу ее говорит, во-первых, то обстоятельство, что за коротким по времени угнетением около катода следует состояние возвышенной раздражительности. Откуда взяться этому движению, как не от частичек соседних положительному полюсу? Во-вторых, за эту мысль говорит так называемый риттеровский размыкательный столбняк от нисходящего тока и известный вам опыт перерезывания нерва во время столбняка. Последнее явление заключается в следующем: если поляризовать нерв сильным нисходящим током долгое время, например $^1/_4$—$^1/_2$ часа, то при размыкании тока мышца приходит в продолжительное тетаническое сокращение. Факты для объяснения

этого явления вам известны: если поляризация сильна и длится много времени, то последующие за размыканием тока изменения нерва выражены особенно резко; около катода понижение раздражительности сильно, но тем короче, чем сильнее ток, последовательная же модификация около положительного полюса, кроме силы, отличается еще продолжительностью. Естественно думать, что столбняк есть выражение последней модификации; другого источника раздражения нет. Здесь-то опыт Пфлюгера и решает дело. Он перерезывает, как вы помните, нерв между электродами во время столбняка, удаляет тем от мышцы частицы, находящиеся около анода, и столбняк мгновенно утихает. Следовательно, ясно, что эти частицы были, так сказать, фокусом возбуждения.

Итак, явления возбуждения свежего, движущего нерва постоянными токами различных направлений объяснены. Посмотрим теперь, как объясняются явления возбуждения нерва теми же токами, но при условиях, когда он умирает.

Таблица Нобили для токов средней силы

Периоды	Восходящий ток	Нисходящий ток
1-й	замыкание — сокращение	замыкание — сокращение
	размыкание — сокращение	размыкание — сокращение
2-й	замыкание — покой	замыкание — сильное сокращение
	размыкание — сокращение	размыкание — слабое сокращение
3-й	замыкание — покой	замыкание — сокращение
	размыкание — сокращение	размыкание — покой
4-й	замыкание — покой	замыкание — сокращение
	размыкание — покой	размыкание — покой

Одного взгляда достаточно, чтобы понять, какие изменения раздражительности происходят в нерве при умирании его: в начале уничтожается чувствительность к более слабым возбуждениям, потом и сильные становятся недействительными. Вы понимаете, что на этом основании замыкание

нисходящего тока должно было в самом деле пережить, по своей действительности, все прочие моменты возбуждения. В таблице Нобили нет явлений, соответствующих периоду нарастания раздражительности, предшествующему умиранию нерва, потому что его периоды отделены друг от друга большими промежутками времени. Следовательно, между высказанными теперь словами и сказанным прежде относительно изменения нервной раздражительности по отделении нерва от тела противоречия нет.

Итак, закон Пфлюгера в применении к явлениям раздражения движущего нерва оправдался. Нужно было ожидать, что и в отношении к чувствующим волокнам он остается тем же, т. е. что и здесь место возбуждения при замыкании тока есть сфера отрицательного полюса, а при размыкании оно является у противоположного. Вот новейшая форма опытов Пфлюгера, оправдавших эти ожидания. Для усиления рефлексов он отравляет лягушку стрихнином и укрепляет ее спиною вверх. Обнажает седалищный нерв с одной стороны и оставляет соответствующую голень в связи с телом лишь посредством этого нерва. Кроме того, тщательно перерезывает все боковые ветви ствола, лежащие выше голени (иначе при действии постоянным током на ствол в боковых ветвях возбуждалось бы через соседство электротоническое движение, дающее мышечное сокращение в частях, лежащих выше голени, и это вводило бы в ошибку). Затем раздражает нерв замыканиями и размыканиями постоянного тока противоположных направлений. Если закон возбуждения движущего нерва распространяется и на чувствующий, то замыкание сильного нисходящего тока должно произвести сильное сокращение лишь в голени раздражаемой стороны. Рефлекса в другой ноге быть не может, потому что здесь между местом раздражения (катод) и нервным центром лежит сфера положительного полюса, не пропускающая через себя раздражения. Напротив, при размыкании этого тока в голени раздражаемой стороны сокращения может и не быть,

но отраженное движение другой ноги должно быть сильно, потому что теперь место раздражения лежит ближе к центру, и центростремительной передаче возбуждения нет никакого препятствия на пути. Теперь вы уже понимаете, что замыкание и размыкание сильного восходящего тока должно иметь обратное действие, т. е. первое — покой раздражаемой конечности и сильный рефлекс в другой; второе — сильное сокращение раздражаемой и покой или слабое рефлективное в противоположной. Так и бывает. Явление выражается тем чище, чем ближе по нерву к мышце место раздражения и чем сильнее взят постоянный ток (не менее 4 больших элементов Даниэля).

В заключение этой лекции покажу вам два старинных опыта, которые объясняются открытиями Пфлюгера. Первый из них принадлежит Вольте и известен в науке под именем вольтовой альтернативы. Знаменитый итальянский физик нашел, что если постоянный ток какого бы то ни было направления действует долго на нерв и направление его вдруг будет изменено, то получается тетаническое мышечное сокращение. Столбняк, как видите, однако, сильнее, если первоначальное направление тока было восходящее. Смысл явления вам, конечно, понятен. Извращение тока данного направления необходимо связано с размыканием его. Если ток был, например, восходящий, то при размыкании получалось сильное сокращение и фокусом раздражения была сфера положительного полюса. Сокращение еще не успело прекратиться, а на нерв действует уже ток обратного направления, т. е. где был положительный полюс, там теперь отрицательный; следовательно, на возбужденные точки нерва действует новое возбуждение. Ясно, что мышечное сокращение усилится. Явления вольтовой альтернативы были разработаны в лаборатории Дюбуа-Реймона и резюмированы следующим образом: всякий постоянный ток возвышает раздражительность нерва для размыкания данного и замыкания обратного по направлению тока; напротив, он ослабляет для замыкания данного

и размыкания обратного. Вы понимаете, однако, что это правило, на основании законов Пфлюгера, имеет место только для токов слабых и средней силы.

Второе явление, которое я хотел вам показать, вы уже знаете. Это риттеровский столбняк по размыкании долго действовавшего на нерв постоянного тока восходящего направления. Показываю вам этот опыт для того, чтобы вы могли собственными глазами убедиться, как долго при этом продолжается мышечное сокращение, несмотря на то, что непосредственное действие раздражителя прекратилось. Такое убеждение вам пригодится на будущую лекцию.

Теперь же я покажу еще случай, где восходящий постоянный ток действует на нерв как бы оживляющим образом. Первое относящееся сюда наблюдение было сделано Гейденгайном, и оно в то время всех удивило своей странностью. Если нерв привести надолго в деятельность, например, перерывистым током, то он, наконец, устанет и откажется вызывать на раздражение сокращение в мышце. Но стоит только подвергнуть утомленный нерв действию постоянного восходящего тока минут на 5, тогда по прекращении поляризации он снова становится раздражительным, т. е. способным вызывать мышечное сокращение. Это оживляющее действие объясняется повсеместным усилением раздражительности в нерве, на который действовал восходящий ток.

XXIV

Доводы в пользу того, что раздражение нерва около отрицательного полюса происходит во все время, пока ток замкнут. — Разница между раздражением нерва индукционным ударом и замыканием или размыканием постоянного тока. — Связь между возбуждением нерва и его электрическими свойствами

Прошлый раз, при разборе причин нарастания нервной раздражительности около отрицательного полюса поляризующего тока, было замечено, что если бы допустить, что раз-

дражение нерва продолжается здесь во все время действия на орган тока, то нарастание раздражительности было бы понятно. В самом деле, раздражение около катода поляризованного нерва, употребляемое как проба на степень раздражительности последнего, падало бы тогда на точки органа, уже возбужденные; эффекты первоначального и вторичного возбуждения суммировались бы между собою и отсюда естественным образом вытекало бы усиление мышечного сокращения. Катэлектротоническое изменение нерва во время действия постоянного тока на этот орган сводилось бы, следовательно, на то, что около отрицательного полюса частицы нерва находятся во все это время в возбуждении, которого эффект лишь маскируется какими-нибудь особенными влияниями. Мысль эта имеет за собою очень много фактов. Посмотрите, например, на характер мышечного сокращения при химическом раздражении поляризованного нерва. Когда поваренная соль начинает действовать на нормальный нерв, то в мышце появляются отдельные слабые подергивания. Подействуйте в эту минуту на нерв постоянным током, так чтобы катод приходился подле места раздражения — мышца приходит в столбняк, длящийся чуть не минуту. Откуда, как не из действия постоянного тока, взялась такая постоянная раздражающая причина? Разомкните в самом деле ток, и сокращения от соли снова принимают клонический характер. В пользу непрерывности раздражения нерва постоянным током говорит также размыкательный мышечный столбняк с поляризованного нерва. Вы помните, что вслед за размыканием тока, поляризующего нерв, в последнем является ток противоположного направления и, конечно, этому последующему току столбняк обязан своим происхождением. А в конце прошлой лекции вы видели, что столбняк этот длится много времени. Вот уже второй случай, где постоянный ток, действуя на нерв, вызывает в мышце продолжительное сокращение. А пфлюгеровский мышечный столбняк при поляризации нормального нерва слабыми токами?

Здесь сокращение продолжается все время поляризации. Конечно, ведь и в этом случае раздражение выходит не из положительного полюса. Вспомните, наконец, что чувствующие волокна деятельны во все время, пока на них действует постоянный ток. Почему не быть тому же и с движущими? Ниже вы увидите, что есть и другие факты, говорящие в пользу развиваемой мною мысли; но и приведенных доводов, кажется, достаточно, чтобы допустить возможность выражаемого этой мыслью факта. Допустим же, что мысль справедлива. Тогда остается еще объяснить, почему нормальный нерв в большей части случаев, т. е. для большего числа токов разной силы, вызывает в мышце сокращение только при начале поляризации. Ответить на это определительно пока еще невозможно; но и теперь существуют уже намеки на возможность решения вопроса. Стоит, например, предположить, что угнетение способности нерва проводить возбуждение, являющееся при поляризации его, развивается вообще не так быстро, как возбуждающее движение, и что перевес первого молекулярного изменения нерва над последним наступает только при известной силе тока. Ничто не мешало бы далее принять за фокус этого парализующего движения сферу положительного полюса*; тогда противоположность, существующая всегда в химическом действии полюсов электролизирующего тока, оправдывалась бы и в физиологическом отношении. Таким воззрением объяснялось бы сверх того, почему мышечное сокращение принимает особенно легко тетанический характер при поляризации нерва нисходящими токами, когда притом межполюсное пространство велико. Все это, конечно, предположения; возра-

* Самое серьезное возражение против такого принятия заключается в наблюдении Вецольда, что внеполюсные сферы угнетенной проводимости поляризованного нерва с обеих сторон от электродов, повидимому, равны между собою. Приняв же анод за фокус этого изменения, следовало бы ожидать, что в сторону катода сфера его должна быть меньше.

жать против них нетрудно; тем не менее они указывают на возможность решения вопроса, отчего в движущем нерве физиологический эффект поляризации идет рука об руку с последней только до известной силы тока, потом же появляется лишь при начале его действия. Правда, что тогда пришлось бы объяснять, почему того же самого не бывает в чувствующем нерве; но ведь и теперь существует вопрос о причине разницы между этими двумя родами нервных волокон по отношению их к постоянному току; следовательно, объяснение явления в движущем нерве все-таки было бы шагом вперед.

Чтобы покончить с электрическим раздражением нерва, мне остается еще сказать несколько слов о разнице между действием на нерв замыкания слабого постоянного тока и слабого размыкательного индукционного удара, который, как известно, продолжается чрезвычайно короткое время. Бецольд, делавший эти сравнения, нашел, что при слабых постоянных токах время, протекающее между замыканием их и началом сокращения, превышает иногда втрое соответствующую величину при слабых размыкательных индукционных ударах. Эта разница сглаживается тем более, чем сильнее раздражение, так что всегда существует такая сила тока, при которой время между замыканием и началом мышечного сокращения равно соответствующей величине от сильного индукционного удара. Бецольд объясняет это обстоятельство довольно странно: по его мнению, первый эффект замыкания постоянного тока выражается не развитием возбуждающего движения по длине нерва, а изменением нервной раздражительности — приготовлением нерва, как он выражается, к возбуждению. Как будто есть возможность отделить в представлении механическую сторону одного явления от другого, с тех пор как сам Бецольд способствовал укреплению мысли, что при поляризации нерва он постоянно возбуждается молекулярными движениями около катода? Не естественнее ли думать, что при начале слабых токов возбуждающему движению нужно

известное время для нарастания до той силы, при которой может произойти мышечное сокращение. Слабый размыкательный индукционный удар не нуждается в этом времени, потому что в нем соединены, так сказать, разом начало катэлектротона и конец анэлектротона; при замыкании же постоянных токов последнего условия раздражения не существует. Форма раздражения нерва в описанных опытах Бецольда была та же самая, которую употреблял Пфлюгер при определении изменения общей раздражительности поляризованного межполюсного пространства. Разница в том, что у Бецольда для определения времени от начала раздражения до наступления сокращения мышцы последняя связывалась с миографом Гельмгольца. Опыты его распространялись и на сравнение эффектов индукционных ударов с размыканием постоянного тока. Результаты были те же, что для замыкания.

Вот та точка, на которой остановились современные исследования вопроса об электрическом раздражении нерва. Вы видите, что проблема становится, таким образом, отчасти химической: изучение электролиза нервного вещества делается сущей необходимостью. Нельзя, однако, согласиться с мнением Бецольда, что проблема эта получает исключительно химический характер: вопрос о возбуждении нерва не исчерпывается еще моментом раздражения некоторых из его частиц: к нему относится и та сторона процесса, которая заключается в распространении этого местного возбуждения по длине нерва.

Резюмируем же в заключение все, касающееся действия постоянного тока на нерв.

Под влиянием этого деятеля в органе развивается электродвигательная деятельность, распространяющаяся по длине нерва в обе стороны от места проложения тока, — нерв поляризуется. С удалением от электродов поляризация ослабевает. Сумма этих изменений выражена тем резче, чем сильнее постоянный ток. С прекращением его действия в нерве раз-

вивается электродвигательная деятельность в обратном против прежнего направлении — последовательная поляризация. Она выражена тем яснее, чем сильнее и продолжительнее была первичная. Рядом с этими электрическими явлениями нерв, находящийся под влиянием постоянного тока, представляет изменения в своих физиологических свойствах. В сфере отрицательного полюса происходит раздражение нервных частичек (вероятно, продуктами электролиза), и, конечно, оно не ограничивается только точками, подлежащими электроду, а распространяется на все те, в которых можно открыть присутствие поляризации. Таким образом, сфера катэлектротонического изменения, по Пфлюгеру, становится в нашем смысле сферою раздражения. Последнее, подобно поляризации, ослабевает с удалением от катода. Оттого всякое новое раздражение, приложенное к нерву в сфере отрицательного полюса, суммируясь с тем, которое дано поляризацией, вызывает усиленный физиологический эффект, и тем сильнейший, чем ближе лежит место нового раздражения к катоду, т. е. к фокусу уже существующего. Изменения нерва около положительного полюса представляют между тем совершенно противоположный характер: здесь восприимчивость нерва к раздражению вообще притуплена, а при известных силах тока ее вовсе не существует. И это изменение выражено тем яснее, чем ближе испытуемое место нерва к положительному полюсу. Заключается ли это угнетенное состояние нервной раздражительности именно в том молекулярном изменении поляризованного нерва, которое выражается замедлением быстроты движения по длине его, сказать положительно нельзя, но это в высокой степени вероятно. Тогда выходило бы, что поляризующее движение, выходя из положительного полюса, пронизывало бы всегда всю сферу возбужденных частиц около отрицательного; движение же возбуждения в обратном направлении было бы возможно только при слабой поляризации. Вопрос, почему раздражение движущего нерва, продолжаясь при всех силах тока во все время поляризации, вызывает постоянное

мышечное сокращение только при некоторых, остается пока нерешенным. Вы, однако, помните, что есть возможность объяснить себе это явление. Что касается до возбуждающего движения в нерве, то оно развивается, конечно, во всех раздражаемых точках его, т. е. по всей длине катэлектротонизированного пространства. Закон же распространения этого движения по нерву еще не определен. Во всяком случае, мнение Пфлюгера о нарастании силы возбуждения по мере распространения его в нерве должно быть теперь оставлено. Вот сумма явлений, представляемых нервом под влиянием постоянного тока. Если вы поставите, с одной стороны, изменения электрических свойств, с другой — сумму физиологических изменений в поляризованном нерве, то, конечно, можно уже судить, существует ли между ними причинная связь. Насколько же характер электрических изменений нерва при его поляризации обусловливается электромолекулярным устройством покоющегося органа, настолько открывается связь между последним и суммой физиологических явлений. Таким образом решается вопрос, вытекает ли физиологическая деятельность нерва из его электромолекулярного устройства.

Прежде, когда при последнем слове всякий представлял себе электромолекулярную тему Дюбуа и когда учение о раздражении нерва вообще (т. е. электрическом, химическом и механическом) находилось еще на степени развития, данной ему берлинским электрофизиологом, связь эту провести было легко. Для движущего нерва акт физиологического возбуждения состоял в колебании нервных частичек при переходе их под влиянием электрического тока от периполярного расположения к дополярному и наоборот. Возбуждение ограничивалось, таким образом, началом или концом, или вообще колебанием раздражающего тока. Возбуждающее движение по длине нерва не смешивалось с движением поляризации и имело выражением так называемое отрицательное колебание нервного тока, т. е. повсеместное ослабление электродинамической деятельности по длине возбужденного

органа. И последнее явление очень стройно объяснялось с точки зрения гипотезы Дюбуа об электромолекулярном устройстве нерва. Если возбуждение было в самом деле повертыванием нервных молекул около своих осей, то ряд таких повертываний должен был необходимо влечь за собою ослабление положительного электрического напряжения продольной поверхности органа, а вместе с тем, конечно, и ослабление тока, отведенного от этой поверхности и поперечного разреза органа. Хотя вопрос, почему чувствующий нерв, имея то же электромолекулярное устройство, как и движущий, представлял относительно возбуждения электрическим током отличие от последнего, и оставался нерешенным, но и тогда существовали уже факты, указывающие на то, что разница между ними только количественная. Можно было, например, думать, что чувствующие волокна несравненно восприимчивее движущих к колебаниям силы тока, а истинного постоянства последнего без особенных уловок (тогда еще не употреблявшихся) достичь невозможно. Таким образом, связь между электрическим устройством нерва и его физиологической деятельностью становилась делом доказанным и самый акт возбуждения нерва получал с молекулярно-механической стороны даже форму.

Позднейшие исследования разрушили это стройное здание, но не уничтожили, как сейчас увидим, возможности связи между электромолекулярным устройством нерва и его физиологической деятельностью.

Отождествлять теперь акт возбуждения с повертыванием молекул в смысле Дюбуа невозможно, потому что все явления раздражения нерва электрическим током указывают на то, что орган возбуждается, например, при замыкании только в сфере отрицательного полюса, а здесь повертывание должно происходить в том же направлении, как и около положительного. Притом есть много поводов думать, что во всяком нерве и при всяких силах тока акт раздражения продолжается во все время поляризации. Наконец, не нужно

забывать, что гипотеза о повертывании молекулов около осей имела значение лишь рядом с гипотезой об электрическом устройстве покоющегося нерва: с падением последней теряет значение и первая. Но вот факты, которые говорят в пользу связи между электрической организацией нерва и его физиологической деятельностью. Вы помните, что акт возбуждения волею движущих нервов должен быть подобен возбуждению этого органа рядом отдельных электрических ударов, причем нерв представляет, как вам известно, отрицательное колебание покоющегося тока, т. е. определенное изменение в своих электрических свойствах. Изменение это — электрическое по природе — еще могло бы быть отнесено в данном случае к электрической природе раздражителя; но вам известны факты, где отрицательное колебание является в нерве при возбуждении его деятелями другого рода, например, у лягушек во время сильных тетанических конвульсий от стрихнина, при возбуждении нерва рядом механических ударов, наконец, при произвольных мышечных сокращениях человека. Во всех этих случаях рядом два явления: усиленная физиологическая деятельность нерва и определенное изменение его электрических свойств. Не естественно ли думать после этого, что акт нервного возбуждения есть акт по природе электрический! В самом деле, только такое предположение делает доступным пониманию это роковое совпадение двух явлений. На такое предположение дает право еще и то обстоятельство, что на электрических рыбах давным-давно дознана связь между физиологическим возбуждением нерва и электрическими движениями в их специфических органах. Дело другого рода, если принять явление отрицательного колебания тока за электродинамическое выражение акта нервного возбуждения; против этого найдется много возражений, например, присутствие отрицательного колебания тока в нервах животных, отравленных кураре, одинаковость распространения этого изменения по длине движущего нерва в центробежном и центростремительном направлении и, наконец, ослабление

этого изменения в силе с удалением от места раздражения.* Все эти факты показывают только, что изменением нерва, выражающимся в отрицательном колебании тока, не исчерпывается еще сумма тех [изменений], которые лежат в основе физиологической деятельности нерва. И, конечно, всякий согласится, что факты эти нисколько не противоречат мысли об электрической природе акта нервного возбуждения. Если же мысль эта так естественна, то, конечно, физиологическая деятельность нерва должна стоять в связи с его электрической организацией.

Прошу не забывать, однако, что развитая здесь мысль есть не более как гипотеза, в пользу которой говорят до сих пор лишь отрывочные факты, и потому нечего удивляться, что в настоящее время нельзя еще открыть, например, связи между способностью нерва давать токи при сообщении различных точек его поверхностей и свойством того же органа представлять электрические изменения далеко за пределами места раздражения, или связь между последним свойством нерва и его физиологической деятельностью. Припомните, кроме того, что наше учение вступило в истинно научный путь лишь в очень недавнее время, и средства его, при сложности и запутанности основных вопросов, естественным образом еще очень слабы. Всякий, следящий за современным развитием этого отдела физиологии, знает, наконец, что он двигается вперед со страшной быстротой: с одной стороны, главнейшие методы исследования получают более и более

* Все эти возражения имеют, однако, важность лишь относительную, потому что, с одной стороны, недостаточность способов исследования делает невозможным точное определение электрических изменений в отравленных нервах; с другой, есть факты, указывающие на способность движущего нервного волокна проводить возбуждение и в центростремительном направлении; наконец, существуют наблюдения (Пфлюгера), из которых выходит, что при слабом перерывистом раздражении нерва явления отрицательного колебания тока не подчиняются закону ослабления силы с удалением от места раздражения.

строгую научную форму*; с другой, самый круг исследования расширяется все более и более: в последнее время рядом с учением об электрическом раздражении нерва начинает быстро развиваться исследование этого органа под влиянием других деталей. Можно сказать, что не проходит месяца, который не принес бы с собою нового задатка для движения вперед. Неудивительно, что при этом условии бывают времена, когда в сознании многих мысль о связи между электрическим устройством нерва и его физиологической деятельностью то вдруг приобретает форму несомненной истины, то как бы совершенно разрушается. Через всю историю развития нашего учения можно, однако, провести мысль, что всегда и везде предположение этой связи оказывало благотворное влияние на движение вопроса вперед. И это понятно: подобно тому, как, например, исследование анатомического устройства почки ведет к объяснению многих сторон выделения мочи, точно так же изучение свойств покоющегося нерва есть первая ступень к пониманию его физиологической деятельности, точка опоры при исследовании функции. А ведь между всеми известными свойствами покоющегося нерва одни электрические, по своей тонкости и подвижности, отвечают идее тех тонких, быстрых процессов, которые совершаются в этом органе во время его деятельности.

Относительно закона возбуждения мышечной ткани электрическим током мне остается сказать теперь немного. Вы знаете, что до сих пор между мышечным и нервным волокном со стороны электрических явлений во время их покоя и деятельности оказалась лишь одна разница, именно мышца не показывает электротонических изменений вне полюсов

* Например, на днях в полученной мною книжке—журнале Генле (Zeitschr. f. ration. Medic., 3 Heft. 186) описывается мультипликатор с одинокою магнитною иглою, в котором действие земного магнетизма уравновешивается отдельно помещенным магнитом. Этот инструмент дает возможность сравнивать между собою силу отведенных от животных частей токов.

поляризующего тока. Сообразно этому, новейшие исследования Бецольда показали, что сфера катэлектротонических и анэлектротонических изменений в смысле Пфлюгера (т. е. сфера усиленной и угнетенной раздражительности) ограничивается для мышечной ткани межполюсным пространством. И здесь явления совершенно тождественны с теми, которые замечаются на нерве, т. е. при слабых поляризующих токах катэлектротоническое изменение имеет перевес над противоположным, с усилением же тока происходит противное. Форма опытов здесь совершенно та же, как и при соответствующих явлениях на нерве, с той, конечно, разницей, что в настоящем случае электроды поляризующего и раздражающего токов непосредственно прикладываются к мышце, которая должна быть отравлена кураре для парализования в ней нервов. Фокусом возбуждения и для мышечной ткани оказывается то отрицательный полюс, то положительный, смотря по тому, раздражается ли мышца замыканием или размыканием тока. И здесь опыты по форме совершенно те же, что для нерва, т. е. измеряют время от начала замыкания или размыкания восходящих и нисходящих токов, приложенных к верхнему концу связанной с миографом мышцы, до наступления мышечного сокращения. Для того, чтобы на поднятие рамы миографа влияло только укорачивание той части мышцы, которая лежит ниже (мышца висит вертикально) места приложения электродов (относительно этой части органа токи и называются восходящими и нисходящими), точка опоры раздражаемого органа помещается в месте приложения тока. Здесь мышца ущемляется и укрепляется неподвижно в пространстве. Сверх того, на мышцах усталых, охлажденных, где быстрота и сила сокращения значительно ослаблены, можно видеть простым глазом, что при замыкании тока фокусом мышечного сокращения бывают точки, подлежащие отрицательному полюсу, и отсюда процесс укорачивания волокон распространяется как в направлении к положительному полюсу, так и в противоположную сторону. Опыты

Вундта показали, наконец, что во все время действия постоянного тока на мышечную ткань она представляет в межполюсном пространстве постоянное сокращение, которое бывает сильно только в начале, а с продолжением действия значительно ослабевает. Из всего сказанного ясно следует, что закон возбуждения мышечной ткани электрическим током в сущности тот же, как и в нерве. Разница, конечно, в том, что в мышце возбуждение выражается видимым перемещением частичек, чего нет в нерве. Понятной становится при этом и разница между непосредственным возбуждением мышцы электрическим током и возбуждением ее через нерв: в первом случае фокусом сокращения служат точки мышцы, подлежащие которому-нибудь из полюсов, во втором — фокусы эти рассеяны во всех местах, где возбужденные нервные элементы органически связаны с мышечными. Нужно ли говорить, что акт мышечного возбуждения можно назвать с таким же правом электрическим, как и процесс нервного возбуждения? Вы знаете, что и в мышце деятельное состояние выражается таким же изменением электрических свойств, как и в нерве. Правда, это изменение не соответствует по времени процессу укорачивания мышечных волокон, но тем не менее оно бывает всегда его роковым предвестником. Такого совпадения, конечно, достаточно, чтобы допустить и здесь электрическую натуру акта возбуждения.

Задача моя кончена. Я познакомил вас с заветными стремлениями электрофизиологии, показал самым развитием этого учения, что такие стремления законны, несмотря на то, что сумма добытых до сих пор фактов представляет лишь намеки на будущее решение вопросов о сущности нервного и мышечного возбуждения. В заключение я считаю долгом указать в общих чертах на те пути, которыми должна итти дальнейшая разработка этих вопросов. Электродинамические явления нерва и мышцы должны быть приняты в основу исследования, должны служить, так сказать, точкой опоры при изучении физиологической функции. Поэтому первым делом должно

быть старание придать метóде электрического исследования животных частей рядом с тонкостью измерительный характер. Задатки для этого уже существуют. Для определения смысла электрических явлений необходимо изучать их под влиянием различных органических условий, притом не ограничиваться одними нервами и мышцами, а ввести в круг исследования и другие животные ткани, представляющие электрические явления. В этом направлении начались уже исследования над токами кожи. Рядом с этим должно итти изучение формы и химических свойств. И в том и другом отношении сделано еще крайне мало и, к сожалению, мало еще предвидится средств для быстрого развития этих учений. Об руку с исследованием нерва и мышцы под влиянием электрического тока должно итти, наконец, изучение влияния на те же органы химических и механических деятелей. Изменения органов под влиянием первого условия, как более разработанные, должны служить здесь, так сказать, образцом, с которым следует сравнивать те, которые получены иными способами раздражения. И такого рода исследования уже начались.

Таким образом, вы видите, что есть много задатков для быстрого движения нашего учения вперед, следовательно, и много надежд на богатые плоды. А кто близко знаком с судьбами физиологических вопросов вообще, тот знает по опыту, что для очень многих из них уже одна осязательная надежда на возможность будущего решения составляет часто большой шаг вперед. Этот шаг и сделала электрофизиология относительно вопросов о сущности мышечной и нервной деятельности в последние 25 лет.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



ИССЛЕДОВАНИЕ ЦЕНТРОВ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ, В МОЗГУ ЛЯГУШКИ [8]

Существование центров, задерживающих отраженные движения, в мозгу лягушки было доказано до сих пор лишь в половину. Оно имело единственным верным основанием факт усиления отраженных движений по обезглавлении животного*. Отсюда обыкновенно выводилось заключение, что в удаленной части нервных центров, т. е. в мозгу, должны существовать механизмы, ослабляющие или задерживающие отраженные движения. Доказательство присутствия в мозгу задерживающих механизмов было, следовательно, лишь косвенное; прямого же до сих пор недоставало. Предлагаемое исследование пополняет этот пробел в вопросе. Оно определяет, сверх того, местоположение этих центров в мозгу лягушки и бросает некоторый свет на физиологические пути возбуждения этих механизмов к деятельности и на их образ действия.

К первой и главнейшей цели, т. е. к прямому доказательству существования в мозгу лягушки центров, задерживающих отраженные движения, я прихожу тремя различными путями исследования:

---

* Да и из этого наблюдения присутствие задерживающих механизмов не вытекает еще непременным образом. Шифер, например (Lehrb. d. Physiol. d. Mensch. I. 1858—1859, стр. 201), смотрит на распространение чувственного возбуждения как на материальное движение и думает, что эффект его, т. е. отраженное движение, должно каждый раз приобретать в силе, если теряет в обширности распространения. По Шиферу, это условие бывает именно при обезглавлении животного.

1) разрезывая мозг в различных точках;

2) раздражая его химически или электричеством; наконец,

3) возбуждая эту часть нервных центров физиологическими путями.

Во всех этих случаях отраженные движения, которых изменения должны быть изучаемы, вызывались всегда одним и тем же способом, предложенным Тюрком (Ueber den Zust. d. Sensibil. nach teilweiser Trennung des Rückenmarkes, 1850). Он заключается в том, что одна из задних лап лягушки, повешенной вертикально, погружается в слабый водный раствор серной кислоты и замечается время, пока лапа остается в растворе неподвижною (в моих опытах для измерения времени употреблялся метроном, который бил 100 ударов в 1 мин.). Время это в каждом данном случае выражает степень отраженного действия (action réflexe, Reflexthätigkeit). Входить в оценку этой метóды было бы здесь бесполезно, потому что это сделано уже самим изобретателем ее Тюрком, доказавшим прямыми опытами совершенную параллельность между явлениями возбуждения отраженных движений посредством кислоты и механического давления. Я замечу лишь, что эта параллельность существует и в моих опытах, однако под условием, чтобы сжимание лапы лягушки пальцами наблюдателя производилось постепенно. Нужно заметить далее, что удача моих опытов в высшей степени зависит от насыщенности кислого раствора. И это понятно, потому что в этих опытах имеют дело с понижением отраженной деятельности более или менее сильным, а не с уничтожением ее. Тюрк в своих опытах над усилением отраженной деятельности вследствие частичного поранения спинного мозга делает подобное же замечание относительно раствора. Степень насыщенности можно вообще считать годною для опытов, если раствор начинает иметь ясный кислый вкус и если в пробном опыте лягушка не выдергивает из него лапы ранее 7—20 ударов метронома. Этого пробного опыта никогда не следует опускать.

Во всех нижеследующих опытах, ради единства условий, у лягушки обнажался головной мозг и часть спинного. Я никак не отвергаю возможности поранить мозг через черепные кости в заранее назначенном месте; но я старался избегать этого образа действия, потому что в этом случае никогда нельзя иметь полной уверенности в том, что мозг перерезан в данном месте во всей своей толще. А последнее условие, как будет ясно видно впоследствии, необходимо.

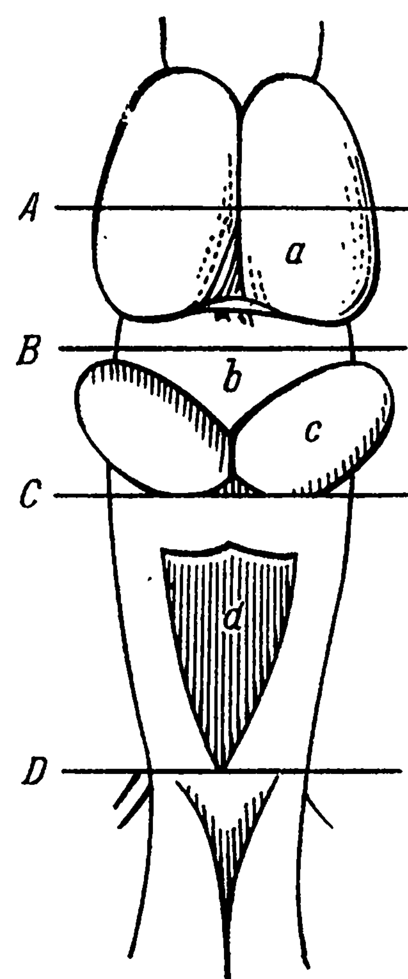


Рис. 1. Мозг лягушки в увеличенном виде.
a — полушария, *b* — thalami opt.; gland. pinealis; для сокращения в моих опытах называется ромб. пространством, *c* — lobi optici; *d* — IV желудочек. Места, в которых обыкновенно разрезывается в моих опытах мозг, обозначены линиями *A*, *B*, *C* и *D*.

Прежде чем приступить к изложению предмета, считаю необходимым описать в нескольких словах и приложить схематическое изображение головного мозга лягушки, каким он представляется, если смотреть на него сверху [рис. 1]. Без этого описания читателю было бы трудно следить за ходом опытов. Передняя часть черепной полости занята мозговыми полушариями, которых верхняя поверхность не представляет никакого характеристического пункта, где бы можно было постоянно разрезывать эту часть мозга. Поэтому впоследствии, когда будет говориться о разрезах полушарий, читатель должен себе всегда представлять разрез делящим эту часть мозга на две равные половины — верхнюю и нижнюю. В незначительном пространстве ромбической формы, отделяющем полушария от зрительных бугров (lobi optici), заключается по Эккеру (Icones physiolog.) gland. pinealis и thalami nervorum optici. Затем следуют зрительные бугры, два сферических тела, которых задняя граница с продолговатым мозгом резко обозначена немного пунктированною линией. За ними лежит

продолговатый мозг, которого верхняя поверхность представляет лишь одну постоянную точку для разреза — нижний конец четвертого желудочка.

Итак, читателю легко догадаться, что в моих опытах мозг был разрезываем посередине полушарий в общих границах трех главных частей мозга и под четвертым желудочком.

§ 1. *Разрез мозга.* Перерезкою мозга, в какой бы части то ни было, необходимо получаются два различных последствия: устраняется влияние удаляемых разрезом частей мозга на остающиеся и производится механическое возбуждение нервных масс, преимущественно в соседстве разреза. Эффект первого последствия, очевидно, продолжителен, тогда как действие второго преходяще. И тот и другой эффект могли бы были быть употреблены для моей цели в дело; но я имел до сих пор возможность воспользоваться лишь последним из них. И это потому, что эффект первого последствия должен быть наблюдаем долгое время спустя после разреза мозга, а в моих опытах, где нервные центры обнажаются и подвергаются действию воздуха, это невозможно. Итак, здесь будут описаны лишь те явления, которые непосредственно следуют за перерезкою мозга.

Чтобы судить о том, какие изменения претерпела отраженная деятельность под влиянием данного разреза мозга, необходимо, конечно, сравнить ее с отраженною деятельностью при иных условиях, которая была бы принята некоторым образом за норму. Сначала мне казалось всего естественнее принять за эту норму отраженную деятельность, представляемую животным с нервными центрами, не пораненными. Но я скоро убедился, что явление при последнем условии слишком переменчиво, и потому за норму принят эффект перерезки полушарий.

Обращаюсь теперь к фактам.

1) *При сравнении эффекта перерезки ромбического пространства с отраженною деятельностью, наблюдаемою по разрезе полушарий, всегда получается значительное понижение отраженной деятельности, рассеивающееся обыкновенно в те-*

чение 5—10 *мин.* Вот опыт, в котором это понижение не из самых сильных, но такое, каким оно обыкновенно является.

Левая нога	Правая нога
Разрез полушарий	
Через 10 ударов метронома отраженные движения.	Через 10 ударов метронома отраженные движения.
Разрез ромбического пространства	
Через 80 ударов нет движений.	Через 80 ударов нет движений.
5 минут спустя	
66 — движения	58 — движения
Еще 5 минут спустя	
23 — движения	10 — движения

Приведу теперь опыт, в котором кислый раствор был слишком силен.

Разрез полушарий	
5	5
5	5
Разрез ромбического пространства	
5—6	5—6
5—6	5—6

В последнем случае я уверился опытом, что к употребленному раствору можно было прибавить сравнительно много воды, и степень отраженной деятельности, выражающаяся числом 5, оставалась все-таки без изменения. И потому повторяю еще раз, что следует избегать крепких кислых растворов, из которых лягушка выдергивает лапу слишком скоро.

2) *При сравнении отраженной деятельности после разреза полушарий и позади зрительных бугров замечается, напротив, повышение ее. Повышение это, однако, не мгновенно и развивается обыкновенно в течение* 1—2 *минут.*

Разрез полушарий	
13	9
Разрез позади зрительного бугра	
15	7
5	3
3	2

3) *Эффект перерезки продолговатого мозга сравнительно с эффектом, принятым за норму, дает тот же результат, что и предыдущий случай. Только здесь повышение отраженной деятельности заметно часто уже и в первое мгновение.*

Разрез полушарий

32	19
17	15
16	15

Разрез под четвертым желудочком

6	6
4	3
3	2

4) Все описанные до сих пор явления могут быть получены на одной и той же лягушке, если после разреза ромбического пространства дать отраженной деятельности время восстановиться от угнетения. В противном случае это угнетение продолжается некоторое время и после разреза мозга позади зрительных бугров. Такая предосторожность не необходима, когда за разрезом ромбического пространства прямо следует перерезка продолговатого мозга под четвертым желудочком. Эти два обстоятельства важно заметить, потому что они впервые указывают на разницу эффектов разреза мозга позади зрительных бугров и под четвертым желудочком.

Разрез по середине полушарий

8	7—8
9	6
11	7

Разрез полушарий ниже середины

8	7
15	8

Разрез ромбического пространства

100; ничего	100; ничего
7 минут спустя	
70; ничего	70; ничего

Разрез позади зрительного бугра

70: ничего	70; ничего
Спустя 3 минуты	
7—8	7—8

Разрез под четвертым желудочком

6	4—5
5—6	3—4

Нервные центры обнажены, но целые

38	37

Разрез ромбического пространства

100; ничего	100; ничего
5 минут спустя	
100; ничего	72; движения

Разрез ниже четвертого желудочка

24	27
1 минуту спустя	
11	11

Только что приведенные опыты, подтверждая сказанное выше, открывают вместе с тем два следующих важных факта.

5) *Ослабление отраженной деятельности существует и в том случае, когда эффект разреза ромбического пространства сравнивается с отраженной деятельностью животного, у которого нервные центры целы.* Нужно, однако, заметить, что этот результат получается не постоянно: из 20 опытов, которые сюда относятся, 4 мне не удались. Имея в виду постоянство явления, описанного в этом параграфе под № 1, и непостоянство того, о котором идет теперь речь, я думал хотя отчасти объяснить себе и то и другое предположением, что, может быть, разрез полушарий вызывает усиление нормальной (т. е. когда мозг цел) отраженной деятельности. Прямые опыты не подтвердили, однако, моего предположения: я получил колебания отраженного действия при перерезке то в одну, то в другую сторону против нормального. И потому положение под № 5 может иметь верность лишь условную. Одно из условий

выражаемого этим положением явления мне, впрочем, известно. Если делать опыты при низких температурах (от 6° до 8° выше нуля), когда кожа лягушки мало чувствительна к кислоте, то они почти без исключения удаются.

6) Другой важный факт, вытекающий из приведенных в примере последних двух опытов, заключается в том, что *разрезы полушарий в нижней половине их не производят никаких изменений в отраженной деятельности при сравнении ее с тою, которая замечается по разрезе полушарий в середине.* То же самое отношение, как показали прямые опыты, существует и для разрезов в верхней половине полушарий. Поэтому можно сказать, что *вообще полушария не заключают в себе мест, которые, будучи разрезаны, производили бы ослабление отраженной деятельности.* Скажу более, можно встретить такие случаи, где не получается этого ослабления даже по перерезке ромбоидального пространства. В ряду моих опытов было два таких случая; и в них обоих плоскость разреза была наклонена слишком много вперед, потому что лишь мне стоило отнять новым разрезом маленький кусочек мозгового вещества, и угнетение отраженной деятельности являлось в своей обычной силе.

7) Чтобы покончить историю разрезов мозга, мне остается сказать еще несколько слов об эффекте перерезки зрительных бугров, сравнительно с нормальной отраженной деятельностью, или с тою, которая наблюдается по разрезе полушарий. И в том и другом случае эффект тождествен с тем, который описан для разреза ромбического пространства.

Мозг цел

22	17
8	11

Разрез зрительного бугра

60; ничего	60; ничего
5 минут спустя	
16	15

10 минут спустя по разрезу ромбического пространства

23 10

Разрез зрительного бугра

70; ничего 70; ничего

5 минут спустя

70; ничего 70; ничего

5 минут спустя

54; отражательные движения 60; отражательные движения

Бросив теперь общий взгляд на ряд явлений, данных разрезами мозга, нетрудно заметить, что *угнетение отраженной деятельности получается лишь после разрезов мозга непосредственно перед зрительными буграми и в самом существе последних. Разрез мозга позади зрительных бугров может произвесть то же явление, но только при известных условиях.*

Результат этот, резюмируя голые факты, не определяет еще смысла последних. Мы и станем теперь искать этого смысла, и с этой целью разберем все те обстоятельства, от которых может зависеть полученное нами явление угнетения отраженной деятельности. Причины последней лежат, конечно, всего скорее в тех побочных явлениях, которыми сопровождаются разрезы мозга. Разберем же эти побочные явления для каждого разреза мозга отдельно.

Разрез посередине полушарий характеризуется тем, что вовсе почти не влияет на подвижность животного. Кровотечение при этом разрезе очень слабое. Вместе с полушариями перерезывается одна лишь ветвь трехраздельного нерва, идущая к лицу (по Эккеру).

Разрез ромбоидального пространства. Сильное угнетение подвижности животного (prostratio), исчезающее обыкновенно в течение 2—3 мин. и даже ранее. Вместе с этим угнетением замечается некоторого рода напряжение в мышцах туловища, которое проходит в одно и то же время с предыдущим явлением. Кровотечение очень сильное. Вместе с мозгом перерезываются следующие нервы: r. ophtalmicus trigemini, trochlearis, ocu-

lomotorius и opticus. Последний всегда выше места перекрещивания его волокон (chiasma); иногда даже, когда плоскость разреза наклонена назад, этим разрезом уносятся части зрительных бугров, через которые выходят из них зрительные нервы.

Разрез позади зрительных бугров. Prostratio еще сильнее, чем в прошлом случае, но без напряжения мышц. Во всех других отношениях явления те же, что и в предыдущем случае.

Разрез под четвертым желудочком. Угнетение подвижности животного значительное. Кровотечение слабее, чем в предыдущих случаях. Перерезке не подвергается ни один из мозговых нервов.

Рассматривая только что исчисленные явления, легко убедиться, что причиной ослабления отраженной деятельности не может быть угнетение общей подвижности животного, потому что последнее замечается, например, и при перерезке продолговатого мозга ниже четвертого желудочка, где ослабления отраженных движений не бывает. То же самое можно сказать и о напряженности мышц, потому что явление это длится менее времени, чем угнетение отраженной деятельности. Но может быть потеря крови объясняет дело? Она в самом деле значительна там, где есть угнетение отраженных движений (безусловное или условное) и наоборот. Для решения вопроса я произвел несколько прямых опытов и оказалось, что и потерей крови не объясняется явление угнетения отраженных движений. Вот, для примера, два опыта, которые представляют маленькую разницу относительно времени, когда животному была пущена кровь.

Мозг цел

10	10
6	7

Сердце обнажено и перерезано

13	15
15	15

Разрез ромбического пространства

70; ничего	70; ничего

3 минуты спустя

22	20

Разрез полушарий

31	26
27	21

Перерезка сердца

22	13
16	11

Разрез ромбического пространства

100; ничего	100; ничего

Впрочем независимость ослабления отраженных движений от потери крови будет еще более выяснена в двух последующих параграфах.

Из обстоятельств, могущих быть причиной занимающего нас явления, остается разобрать теперь еще механическое раздражение нервных стволов при перерезке их в полости черепа. Чтобы отвечать на этот вопрос прямо, следовало бы определить путем опыта, какие изменения претерпевает отраженная деятельность, если раздражается искусственно тот или другой из перерезанных нервных стволов. Выполнение этой задачи на таком маленьком животном, как лягушка, к сожалению, совершенно невозможно. Итак, да позволено будет мне призвать пока на помощь рассуждение. Предположим сначала, что угнетение отраженных движений происходит от перерезки глазной ветви тройничного нерва. Так как этот нерв заключает чувствующие нити, то можно было бы думать в этом случае, что боль, причиненная животному перерезкой нерва, будучи очень сильна, затемняет ощущение, производимое кислотой на кожу, и животное не выдергивает лапы из раствора. Таким образом, явление, которое мы назвали ослаблением отраженных движений, объяснялось бы совершенно независимо от присутствия в мозгу механизмов, задерживаю-

щих эти движения. К счастью, приведенную здесь мысль опровергнуть нетрудно. Чтобы она была справедлива, нужно, во-первых, принять, что боль от перерезки нерва может продолжаться 10 минут и более — столько, сколько времени продолжается угнетенное состояние отраженных движений по перерезке мозга в ромбическом пространстве. Такой продолжительной боли по перерезке нерва никто никогда не видал, следовательно, ее никогда не бывает. Притом я обладаю опытами (они описаны в § 4), которые отвечают на эту мысль прямо. В них боль, причиняемая животному, длилась, без сомнения, долее той, какая может следовать за перерезкой нерва, а между тем угнетение отраженных движений, если и замечалось, то не было ни столь постоянным, ни столь сильно выраженным, как в случае перерезки мозга.

Итак, боль не может объяснить дела. А затем, если все-таки придерживаться мысли, что причина угнетения отраженных движений есть перерезка нервов, то ничего более не остается, как принять в последних существование нитей особого рода, которых возбуждение, распространяясь на мозг, вызывало бы в нем особенное состояние, выражающееся угнетением отраженной деятельности. Таким образом, мысль эта приводит нас к гипотезе о существовании в мозгу центров, задерживающих движение, и о путях. которыми эти центры возбуждаются к деятельности. Раз допустивши эту гипотезу, становится уже все равно, происходит ли угнетение отраженных движений от перерезки нервов, или от возбуждения разрезом мозговых масс. Принять последнюю мысль, однако, выгоднее в том отношении, что она дает возможность определить местоположение задерживающих центров в мозгу лягушки. В самом деле, под влиянием этой гипотезы мысль, резюмирующая голые факты, данные разрезами мозга, принимает следующую форму: *центры, задерживающие отраженные движения, лежат у лягушки в зрительных буграх и, может быть, в продолговатом мозгу.*

Та же мысль заставила меня искать новых средств к возбуждению этих центров; и я был логически приведен к хими-

ческому раздражению различных частей мозга, о котором теперь будет итти речь.

§ 2. Между химическими раздражителями нервов поваренная соль считается одним из самых деятельных. Поэтому я и принял ее для раздражения мозга во всех своих опытах*. Она употребляется то в форме насыщенного водного раствора, то в виде крупных влажных кристаллов. Производство опытов очень просто. Мозг разрезывается в одном из известных пунктов; затем части его выше разреза удаляются. Когда кровотечение остановится, из черепной полости тщательно удаляются кровяные сгустки. Потом определяется известным образом степень отраженной деятельности; к поперечному разрезу прикладывается раздражающее вещество (маленькой кисточкой, если соль в растворе) и снова определяется степень отраженной деятельности.

Приступаю к изложению фактов.

Поперечный разрез полушарий не представил ничего интересного, а потому перехожу прямо к ромбическому пространству.

1) *Соль, приложенная здесь к поперечному разрезу мозга, всегда вызывает угнетение отраженной деятельности столько же сильное, как и разрез мозга в том же месте.* Этот эффект развивается обыкновенно в течение первой минуты по приложении к мозгу раздражающего вещества, прежде чем успеет раздражение вызвать какое бы то ни было движение (прямое или отраженное). Бывают, однако, случаи, где угнетение отраженной деятельности заставляет ждать себя дольше. Тогда лучше всего вместо раствора приложить к мозгу кристаллы соли, которые действуют энергичнее и скорее. В других случаях раствор предпочтительнее, потому что он не так скоро убивает нервные массы. Эффект раздражения мозга солью *по*

* Так как при помощи этого вещества я получил все нужные мне результаты, то и не пробовал раздражать мозг другими. Думаю, однако что изучение действия различных химических веществ на мозг может повести к важным результатам.

степенно исчезает, если раздражитель удален (несколько капель воды на мозг и обсушивание его пропускной бумагой). Привожу здесь опыт, в котором эффект раздражения был воспроизведен три раза сряду.

6 минут по разрезе ромбического пространства

10	11
7	7
Соль в растворе.	Никаких движений
50; ничего	40; ничего
80; ничего	80; ничего

Соль удалена

5 минут ожидания

10	11

Соль в растворе

19	15
13	13

Соль удалена

11	8

Соль в кристаллах

40; ничего	40; ничего

Конвульсии

2) *При раздражении поперечного разреза мозга позади зрительных бугров* (следовательно, верхней части продолговатого мозга) *также получается угнетение отраженной деятельности, но не столь сильное, как в предыдущем случае*. Нужно заметить, сверх того, что химическое раздражение вызывает здесь конвульсии несравненно легче, чем в разрезе ромбического пространства; оттого там можно безопаснее употреблять более сильное раздражение.

Разрез полушарий

13	9

Разрез позади зрительного бугра

15	7
5	3
2	2

Соль в растворе

10	7
9	9

Соль удалена

7	7
3	5

Соль в кристаллах
Столбняк

3) ***Поваренная соль, будучи приложена к какому бы то ни было поперечному разрезу спинного мозга, никогда не вызывает понижения отраженной деятельности.***

Достаточно одного взгляда на полученные здесь результаты, чтобы убедиться в их тождественности с теми, которые описаны в предыдущем параграфе. Входить, следовательно, в рассуждения об их происхождении было бы бесполезно. Мне остается лишь разъяснить один относящийся сюда вопрос, которого решение стало теперь возможно. В предыдущем параграфе было показано, что между возможными причинами угнетения отраженной деятельности при разрезах мозга одна лишь боль вследствие перерезки чувствующих нервов серьезно угрожала вопросу о существовании в мозгу задерживающих центров. Причина эта легко могла быть устранена, потому что продолжительность боли от перерезки нервов более или менее известна. Но в другом свете представлялся вопрос, если угнетение отраженной деятельности свести на боль от перерезки чувствительных частей мозга. Продолжительность этой боли в самом деле положительно неизвестна. В предыдущем параграфе я умолчал об этой стороне вопроса, потому что не было элементов для решения его. Теперь же они даны наблюдением, что при химическом раздражении поперечного разреза мозга

в ромбическом пространстве угнетение отраженной деятельности является ранее прямых и отраженных движений, из которых последние обязаны своим происхождением, конечно, боли. Итак, боль ни в каком случае не может быть причиною замеченного нами угнетения отраженной деятельности.

Выше было замечено, что результаты химического раздражения и разрезов мозга совершенно тождественны. Стало быть, и окончательные заключения обоих параграфов должны быть одинаковы, т. е. *у лягушки центры, задерживающие отраженные движения, лежат в зрительных буграх и, может быть, в продолговатом мозгу.* К этому, уже известному читателям, выводу теперь можно разве прибавить, что присутствие задерживающих механизмов в продолговатом мозгу стало вероятнее.

§ 3. *Электрическое раздражение мозга.* Так как эффекты этого раздражения совершенно сходны с результатами химического, то я ограничусь в этом параграфе указанием производства опытов и приведу в конце несколько примеров.

Раздражителем приняты индукционные удары от вторичной спирали. Электроды имеют форму тонких проволок, которых концы загнуты в крючки, чтобы не поранить мозга. Обе проволоки укреплены в одной общей стеклянной трубочке. Концы электродов прикладываются к поперечным разрезам мозга, все равно как соль. Сила тока должна быть, конечно, такова, чтобы не производила ни конвульсий, ни отраженных движений; иначе наблюдение тех движений, которые вызываются действием кислоты на кожу, было бы невозможно. Силу эту можно найти в каждом отдельном случае только ощупью. Следует заметить, что поперечный разрез полушарий выдерживает без реакции со стороны животного сравнительно сильные токи. Поперечный разрез мозга в ромбическом пространстве уже несравненно чувствительнее, но далеко не представляет еще той раздражительности, какою характеризуется поперечный разрез позади зрительных бугров. К поваренной соли упомянутые разрезы мозга относятся так же, как и к электричеству.

Когда надлежащая сила тока найдена несколькими пробными опытами, экспериментатор берет левою рукою нитку, на которой повешена вертикально за морду лягушка, и опрокидывает голову животного так, чтобы нижняя челюсть его оперлась на пальцы экспериментатора, а правой рукой вводит в черепную полость электроды и прикладывает их к поперечному разрезу мозга. В то самое время помощник экспериментатора погружает лапы [лягушки] в кислоту. Эту форму опыта, конечно, можно упрекнуть в том, что здесь кожа лягушки возбуждается в двух различных местах разом: лапы — кислотой, кожа нижней челюсти — прикосновением пальцев экспериментатора. К сожалению, другая форма опыта, с избежанием указанного недостатка, едва ли возможна. Притом можно убедиться самым простым и прямым опытом, что прикосновение пальцев к коже челюсти не влияет определимым образом на результаты электрического раздражения. Это уже видно из того, что опыты с электрическим раздражением часто не удаются, т. е. что вместо угнетения отраженной деятельности, которому бы следовало быть, часто не получается вовсе никакого изменения последней. Что касается до этих неудач, то причина их очень ясна: или из боязни поранить мозг электроды не плотно приложены к нему и через нервную массу вовсе не проходит тока; или во время опыта выльется в полость черепа (в пространство между электродами) капля крови, которая, образуя побочный путь для тока, ослабляет тот рукав его, который проходит по мозгу. Считаю долгом предупредить, что по всем вышеозначенным причинам опыты с электрическим раздражением часто не удаются и потому требуют большого терпения.

Вот несколько опытов электрического раздражения мозга.

Разрез в ромбическом пространстве

9	9
Электрическое	раздражение
20	42
Покой	
14	13

Электрическое раздражение	
60; ничего	20
Покой	
17	20
Электрическое раздражение	
80; ничего	58
Покой	
52	10
Слева наблюдения прекращались, потому что отражательная деятельность и без того слаба.	
Электрическое раздражение	
	22
Покой	
	11
Электрическое раздражение	
	36
Покой	
	30
Разрез позади зрительных бугров	
8	9
Электрическое раздражение	
19	16
Покой	
7	11
12	13
Электрическое раздражение	
29	35
Покой	
24	30
21	27
13	14

Приведенные опыты показывают, как происходит дело обыкновенно. Но в ряду опытов электрического раздражения мозга я имею два таких, где при возбуждении поперечного разреза позади зрительных бугров получилось ослабление от-

раженной деятельности столь сильное, какое обыкновенно встречается только при перерезании или химическом раздражении мозга в ромбическом пространстве. Вот эти опыты:

Разрез позади зрительного бугра	*Разрез позади зрительного бугра*
7	10
Электрическое раздражение 40; ничего	Электрическое раздражение 40; ничего
Покой	Покой
9	8
	Электрическое раздражение 60; ничего
	Покой
	38

Читатель, конечно, догадывается, какую мысль подсказывают эти два опыта. Тем не менее я не выскажу ее до следующего параграфа, в котором она получит окончательное решение.

§ 4. Достигши, таким образом, главной цели исследования, т. е. доказавши прямым опытом существование в мозгу механизмов, задерживающих отраженные движения, естественно было искать после этого физиологических путей возбуждения этих механизмов к деятельности. Вопрос этот был уже затронут в первом параграфе и там уже высказано было по этому поводу предположение, что путями возбуждения задерживающих механизмов к деятельности могут быть волокна чувствующих нервов. Теперь наступило время развить эту гипотетическую мысль в опыт. Для этого нужно, конечно, определить, какие изменения претерпевает отраженная деятельность под влиянием искусственного раздражения чувствующих волокон. Чтобы вопрос мог быть решен вполне, нужно было бы, следовательно, перебрать все чувствующие нервы животного тела. Решение задачи в сказанном объеме, к сожа-

лению, совершенно невозможно на таком маленьком животном, как лягушка. Поэтому я ограничился очень незначительным числом нервов, да и в этих немногих случаях принужден был, по малости животного, раздражать концы чувствующих нервов в коже и слизистой оболочке рта вместо того, чтобы действовать на стволы. Понятно, кроме того, что наблюдения над изменениями отраженной деятельности не могли производиться в одно время с раздражением чувствующих нервов, потому что непосредственным последствием последнего раздражения бывает всегда боль и более или менее сильные отраженные движения. Только тогда, когда эти последние движения стихнут, возможно наблюдение.

Опыт, по необходимости, подвергается, таким образом, многим ограничениям. А от того он, конечно, не внушает надлежащей степени доверия к его результатам.

Против опыта в такой форме могут быть, в самом деле, сделаны следующие важные возражения:

1) им определяется, собственно, не эффект раздражения чувствующих нервов, а явления, последующие за этим раздражением,

2) кроме того, наблюдению над отраженной деятельностью предшествуют сильные отраженные движения, и можно думать, что они остаются не без влияния на результаты наблюдения; наконец,

3) в случае, если бы опыт и дал угнетение отраженной деятельности, явление это могло бы быть объяснено независимо от возбуждения задерживающих механизмов. Вот, например, объяснение такого рода: положим, что возбуждение чувствующих нервов так сильно, что вызывает отраженные движения во всех мышцах туловища и что эффект этот продолжается еще, хотя измененный и постепенно ослабевающий, в то время, когда отраженные движения стихли. В этом случае новое слабое раздражение кожи кислотою падает, так сказать, на нервные волокна, находящиеся в ненормальных условиях, и отсюда, конечно, может произойти кажущееся изменение

отраженной деятельности то в ту, то в другую сторону.

Все эти возражения, к счастью, легко устранить. Первое из них, например, не важно уже потому, что оно не вредит сущности опыта. Если он дает в самом деле угнетение отраженной деятельности как явление, последовательное за раздражением чувствующих нервов, а не одновременное с ним, то опыт тем не менее показывает, что существуют условия, при которых чувствующие волокна могут быть путями возбуждения задерживающих механизмов. Что касается до других возражений, то они опровергаются следующими двумя опытами.

У лягушки отделяется спинной мозг от продолговатого и определяется обыкновенным образом степень существующей отраженной деятельности. Затем кожа лягушки на брюхе сильно возбуждается горячим металлическим телом (пластинка) и, когда следующие за тем сильные отраженные движения стихнут, снова измеряется отраженная деятельность. При этих условиях я никогда не замечал ослабления последней, что ясно указывает на отсутствие малейшего влияния сильных движений на последующее измерение отраженной деятельности.

А вот опыт, опровергающий и третье возражение. Известно, что продолговатый мозг представляет ту часть большого, из которой всего легче возбуждаются общие мышечные движения в теле. Следовательно, в продолговатом мозгу собраны, так сказать, все движущие волокна тела. Я и оставляю животному этот орган, удаливши все прочие части головного мозга, и повторяю над таким животным только что описанный опыт. Отраженные движения от обжога здесь, если можно, еще сильнее, чем в предыдущем случае; и угнетение отраженной деятельности в самом деле *иногда* замечается, но оно никогда не бывает сильно. Дело другого рода, если такому животному, вместо того, чтобы жечь кожу брюха, подействовать на слизистую оболочку рта крепким водным раствором серной кислоты (воды и кислоты поровну): тогда, напротив, реакция, т. е. отраженные движения, большею частью очень слабы, и именно

в этих-то случаях замечается сильное ослабление отраженной деятельности.

Итак, описанные опыты устранят, надеюсь, сомнения в возможности получить означенным путем верные результаты. Что касается до меня, то я не сомневаюсь в этом и позволяю себе даже вывести из только что приведенных двух опытов дальнейшие заключения. Первый из них служит новым доказательством *отсутствия в спинном мозгу задерживающих механизмов. Второй же, напротив, ясно доказывает присутствие их в продолговатом*. Последний опыт оправдывает сверх того данное нами задерживающим механизмам имя нервных центров, т. е. образований, при посредстве которых происходит переход из одного рода движения в другой.

Легко понять, что после первых удачных шагов я не ограничился описанными опытами. Наблюдения были сделаны с раздражением чувствующих нервов у животного с целым мозгом и с мозгом, перерезанным в ромбическом пространстве. Эффект раздражения кожи брюха и слизистой оболочки рта при последнем условии почти одинаков с тем, который описан для продолговатого мозга; только угнетение отраженной деятельности получается здесь еще реже, чем там. В случаях же целости мозга этого угнетения я почти не видал. Так что невольно родится мысль, что мозговые полушария как будто мешают действию задерживающих центров.

Как бы то ни было, а опыты этого параграфа ведут к следующим заключениям:

1) *у лягушки механизмы, задерживающие отраженные движения, лежат в зрительных буграх и продолговатом мозгу*;

2) *механизмы эти должны быть рассматриваемы как нервные центры*; наконец,

3) *один из физиологических путей возбуждения этих механизмов к деятельности представляют волокна чувствующих нервов*.

Таковы окончательные выводы, к которым я был приведен опытами над лягушкой.

В заключение параграфа привожу как примеры несколько опытов из самых удачных.

Мозг цел
22 31
35 17
SHO_4 в рот
7—8 16
45 29
Покой
23 21
Обжог брюха
24 20

Мозг цел
7 7
SHO_4 в рот
11 11
6 7
5 5
Обжог брюха
5 5
6 6

Разрез полушария
8 10
SHO_4 в рот
16 16
29 22
Обжог кожи
44 46

Разрез ромбического пространства
32 24
20 25
Обжог кожи
34 60; ничего

Разрез ромбического пространства
7 20
15 17
SHO_4 в рот. Отражательные движения почти равны 0
90; ничего 60; ничего
Покой
(?) 52 45
70; ничего 26
Обжог кожи
100; ничего 41

Разрез под четвертым желудочком
25 21
Обжог кожи
14 14

Разрез позади зрительного бугра
23 18
22 18
SHO_4 в рот
28 70; ничего
Покой
28 39
Обжог кожи
80; ничего 80; ничего
Покой
26 31

Разрез под четвертым желудочком
13 18
Обжог кожи
11 10

Покой

25 27

Обжог кожи

30 80; ничего

Разрез позади зрительного бугра

10 12

SHO_4 в рот

46 60; ничего

Покой

7 18

Из приведенных примеров легко видеть, что после сильного возбуждения чувствующих нервов отраженная деятельность представляет различные колебания, следовательно, момент ее угнетения улавливается, так сказать, случайно.

§ 5. В предыдущих параграфах доказано существование в мозгу лягушки механизмов, задерживающих отраженные движения; определены, насколько было возможно, места этих механизмов и указаны пути возбуждения их к деятельности. Самая же сущность этих механизмов и их образ действия остались, тем не менее, совершенной загадкой. Чтобы убедиться в этом, стоит лишь заметить, что все произведенные до сих пор опыты не в силах ответить на вопрос, повидимому, очень простой: чем обусловливается замеченное нами ослабление отраженной деятельности — подавлением ли чувствительности, или угнетением движения. Изменение отраженной деятельности может в самом деле зависеть как от того, так и от другого явления, потому что рефлекс слагается, так сказать, из чувствования и движения. Этот важный вопрос, разумеется, может быть решен только на человеке, да и здесь, к сожалению, не вполне, потому что исследование может быть произведено только для случая сознательной чувствительности. Я взялся, тем не менее, за решение этого вопроса, и вот размышления, служившие основанием для моих опытов.

Задача решена, если возможно найти средство возбудить у человека несомненным образом задерживающие движение центры к деятельности (существование в мозгу человека таких механизмов принято большинством физиологов). Тогда в самом деле остается лишь измерить нормальную чувствительность

человека к какому-нибудь раздражению, остающемуся постоянным, и определить, какое изменение претерпевает эта чувствительность под влиянием возбуждения задерживающих движение механизмов. Эту мысль я осуществляю щекотанием под бока щекотливого человека, причем он должен употреблять усилия, чтобы противостоять отраженным движениям, вызываемым щекотанием. При этом условии определяется чувствительность кожи на его руке, погруженной в водный раствор серной кислоты. Предварительно, перед щекотанием, измеряется нормальная чувствительность его руки к тому же раствору. Таким образом получаются необходимые элементы для сравнения.

Для этих опытов я обыкновенно брал приблизительно 150 см^3 продажной серной кислоты на 2 л воды. Кожа испытуемой руки должна предварительно быть размягчена в воде. По вынутии из кислоты она тоже опускается в воду и остается в ней до тех пор, пока не исчезнут малейшие следы ощущения. Когда рука переносится из воды снова в кислоту, то ее обтирать ничем не следует. Чувствительность измеряется временем от погружения руки в кислоту до явственного появления ощущения, а это время в свою очередь измеряется ударами метронома. Тот, над которым опыт производится, не должен слышать этих ударов.

Вот результаты такого рода опытов

№ опыта	Без щекотания	С щекотанием	Особые примечания
1 . . .	19 18	27	Сильное щекотание
2 . . .	21	33	» »
3 . . .	39	47	» »
4 . . .	7 11	17	» »
5 . . .	23	31	» »
6 . . .	23 18	30	» »
7 . . .	35 35	47	» »
8 . . .	9 9 11	15	» »

9	22	34	Сильное щекотание
10	12, 8, 12, 14	15	Щекотание было слабо
11	25, 18, 25	30	» » »

Ряд приведенных опытов ясно показывает, что ослабление чувствительности было тем значительнее, чем сильнее было щекотание.

Всматриваясь в способ, каким были получены эти результаты, не трудно заметить, что ослабление чувствительности могло обусловливаться двумя совершенно различными причинами: присутствием сильного ощущения, вызываемого щекотанием, или усилием победить происходящие из этого ощущения отраженные движения, т. е. игрою центров, задерживающих движения. Можно, в самом деле, представить себе не без некоторого вероятия, что рядом с сильным ощущением от щекотания слабое раздражение кожи должно или вовсе уничтожаться, или по крайней мере казаться значительно слабейшим против того, каким оно являлось при нормальных условиях. Понятно, что в этом случае опыты мои с щекотанием никак не могли иметь того смысла, который я им старался придать. Для решения вопроса нужны были, следовательно, новые опыты, в которых была бы устранена одна из упомянутых возможных причин ослабления чувствительности. Сначала я думал оставить в опыте щекотание и устранить усилия к побеждению отраженных движений; но вскоре убедился, что выполнить это на деле совершенно невозможно: и коль скоро существует щекотание, усилия противостоять отраженным движениям являются сами собою. Поэтому я отбросил щекотание и удержал усилия. Отсюда вышел мой последний опыт. Заметив, что при щекотании усилие против рефлексов состояло преимущественно в стискивании зубов и сильном напряжении мышц груди и живота с задержанием воздуха в легких, я воспроизвел на себе

это сложное мышечное движение в ту минуту, когда в руке, опущенной в кислый раствор, начало появляться ощущение от действия кислоты. Ощущение тотчас же исчезло и отсутствие его продолжалось почти все время, пока существовало усилие (в течение времени 9 ударов метронома, бьющего 100 раз в 1 минуту). К несчастию, опыт этот мучителен и небезопасен, так что я его сделал один только раз. Но в этот единственный раз исчезание ощущения было до такой степени ясно, что я, не колеблясь, выдаю этот опыт за верный. Тем более, что он неожиданно помогает объяснению одного ежедневного наблюдения. Всякому медику известно, что человек и вообще животные делают во время болезненной операции совершенно то же сложное мышечное движение, о котором говорится при описании опыта. У иных дыхательная щель остается, несмотря на сжимание воздуха в легких, закрытою, у других она открывается и являются крики. Как бы то ни было, а напряжение мышц груди и живота следует за сильною болью так постоянно, что движения эти могут быть рассматриваемы как отраженные, или, еще лучше, как движения инстинктивные. Известно далее, что все последнего рода движения в теле животного более или менее служат к его пользе. Итак, если и разбираемое нами сложное мышечное движение принадлежит к разряду полезных, то может ли быть для него более прямая цель, как утоление боли?

Конечно, это гипотезы; но всякий согласится, что они носят характер истины, что ими чрезвычайно легко объясняются все явления, описанные в этом параграфе, и, наконец, что гипотезы эти открывают путь новым исследованиям.

С точки зрения этих гипотез выходило бы, что *деятельностью механизмов, задерживающих отраженные движения, притупляется отчасти сознательная чувствительность.*

О МЕХАНИЗМАХ В ГОЛОВНОМ МОЗГУ ЛЯГУШКИ, УГНЕТАЮЩИХ РЕФЛЕКСЫ СПИННОГО МОЗГА [9]

Мысль, что из головного мозга исходят влияния, способные угнетать рефлексы, имела некоторую опору в экспериментальном факте усиления рефлексов по отделении спинного мозга от головного * и стала еще менее гадательной после знаменитого открытия Эд. Вебера, впервые доказавшего на бродящем нерве и сердце существование в нервной системе тормозящих влияний. Вслед за этим открытием сам Вебер высказал мысль о возможности тормозящих влияний из головного мозга на спинной, опираясь на общеизвестный факт, что воля способна угнетать невольные движения.

Мысль эта не нашла, однако, работников, и шанс воспользоваться ею выпал на мою долю.

Опыты могли быть сделаны только на лягушке, так как она выносит послойное отделение головного мозга от спинного с сохранением спинномозговых (кожно-мышечных) рефлексов в целости. Самые же опыты по смыслу дела состояли в измерении силы (точнее легкости происхождения) кожно-мышечных рефлексов при раздражении различных частей головного и спинного мозга.

Измерение силы рефлексов производилось по способу Тюрка («Ueber den Zustand der Sensibilität nach teilweiser Trennung des Rückenmarkes, 1850), т. е. погружением лапки одной из задних конечностей в слабый (еле кислый на вкус) водный раствор серной кислоты и определением продолжи-

* Это явление объяснялось, впрочем, и на иной лад: предполагалось, что отделением головного мозга от спинного суживается сфера распространения по нервным центрам тех импульсов с периферии, которые вызывают рефлексы, вследствие чего последние приобретают в силе.

тельности времени, в течение которого лапка остается в жидкости неподвижно. Время это измерялось у меня ударами метронома (100 ударов в 1 мин.). Распространяться об измерительном значении этого способа нечего, потому что самим Тюрком, с одной стороны, доказана полная параллельность эффектов такого раздражения с тем, что дает механическое сжимание лапок; с другой стороны, было условлено (для еле кислых на вкус растворов!), что рефлекс наступает при прочих равных условиях тем скорее, чем крепче раствор или чем сильнее повышена отражательная деятельность нервных центров. Руководствуясь этими данными, я приготовлял растворы для сравнительных опытов следующим образом: делается раствор ясно кислый на вкус и испытывается на лапке (задней конечности) лягушки с перерезанными поперечно полушариями. Если рефлекс наступает (т. е. лапка начинает двигаться) через 5—10 ударов метронома, то жидкость разбавляется водой для новой пробы, и это повторяется до тех пор, пока не получатся раза два-три числа, бо́льшие 5—10. Для всякой новой лягушки раствор должен быть испытан таким образом. После всякого погружения лапки в кислый раствор она должна оставаться в воде несколько минут. Опыты делались исключительно на задних конечностях. Места приложения раздражений к головному мозгу обозначены на прилагаемом рисунке (рис. 1) чертами *A* (перерезка полушарий — *a*), *B* (перерезка по зрительным чертогам), *C* (перерезка по lobi optici — *c*), *D* (перерезка по верхней границе продолговатого мозга — *d*) и *E* (перерезка под 4-м желудочком).

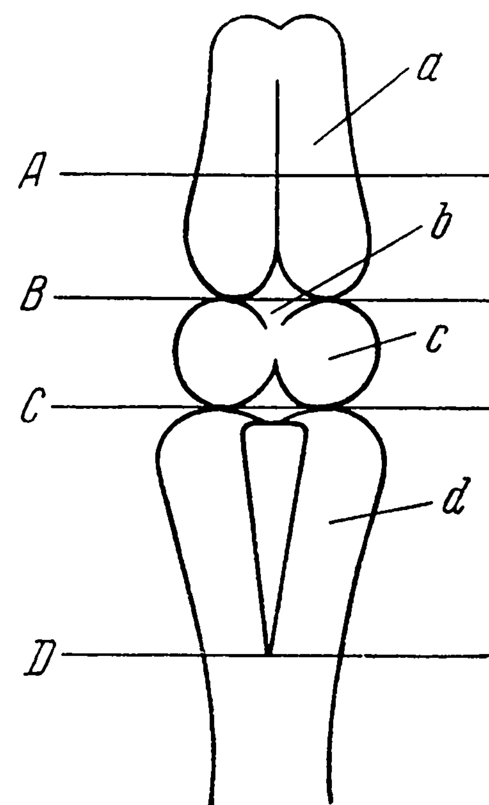


Рис. 1.

I. ЭФФЕКТЫ ПЕРЕРЕЗОК МОЗГА

Перерезки спинномозговой оси на различных высотах влекут непосредственно за собой, помимо возбуждения пораненных частей, потрясение всей нервной системы, выражающееся так называемой прострацией — более или менее полным переходящим параличом чувствительности и движений. В некоторых случаях эффекты обоих влияний настолько различны, что смешать их друг с другом невозможно; но в других, и именно наиболее интересных для нас случаях — когда имеется в виду получить раздражением той или другой части мозга угнетение рефлексов — эффекты обоих влияний одинаковы. Как же отличить их друг от друга? Очевидно, только при посредстве таких раздражений, которые не давали бы прострации. Таковы, как увидим, химическое и очень слабое электрическое раздражение различных частей мозга с искусственно образованных поперечных разрезов. Поэтому здесь будут приведены лишь результаты, согласные с тем, что дает химическое и электрическое раздражение.

Опыт следовало бы начинать измерением рефлексов на животном с непораненными центрами и, приняв полученные числа за норму рефлекторной способности данного животного, сравнивать с ними числа при перерезках мозга. Но на деле это оказалось очень неудобным по двум причинам: удерживать таких лягушек в неизбежно необходимом для опытов покойном отвесном положении в течение многих секунд крайне трудно, да и числа от таких животных получаются сильно колеблющиеся. Поэтому пришлось в большинстве случаев брать за норму эффекты на лягушках с перерезанными гемисферами (по линии A): животное тогда много спокойнее, перерезки не дают прострации и числа получаются более ровные.

Сначала приведу результаты опытов, потом примеры.

1. *Перерезка полушарий.* Прострации нет; кровотечения незначительные; перерезывается только личная ветвь trigemini (Icones physiolog. Эккера). Признаков угнетения рефлексов нет.

2. *Перерезка по зрительным чертогам.* Прострация движений длится 1—2 мин.; сильное кровотечение; перерезываются r. ophtalmicus trigemini, trochlearis, oculomotorius и opticus позади chiasma. *Наиболее сильное и продолжительное* (сравнительно с сходными эффектами из других мест) *угнетение рефлексов.*

3. Перерезка по lobi optici. Сильное кровотечение. Признаки боли — сильные движения и иногда крик. *Угнетение рефлексов.*

4. *Перерезка по верхней границе продолговатого мозга.* Сильное кровотечение; сильная прострация с угнетением рефлексов во время ее продолжения; затем усиление рефлексов в период, когда начинаются насильственные движения.

5. *Перерезка под 4-м желудочком.* Сильная прострация; за нею наиболее резкое усиление рефлексов.

В приводимых ниже примерах цифры обозначают число ударов метронома, вслед за которыми появился рефлекс. Отсутствие его обозначено буквами н. р.

Левая нога	Правая нога
После перерезки полушарий	
8	7—8
9	6
11	7
Перерезка по зрительным чертогам	
100 н. р.	100 н. р.
7 мин. спустя	
70 н. р.	70 н. р.
Перерезка по верхней границе продолговатого мозга	
70 н. р.	70 н. р.
3 мин. спустя	
7—8	7—8
Перерезка под 4-м желудочком	
6	4—5
5—6	3—4

Мозг не поранен	
22	17
8	11
Разрез по lobi optici	
60 н. р.	60 н. р.
5 мин. спустя	
16	15
10 мин. по перерезке зрительных чертогов	
23	10
Перерезка по lobi optici	
70 н. р.	70 н. р.
5 мин. спустя	
70 н. р.	70 н. р.
5 мин. спустя	
54	60
Перерезка полушарий	
13	9
Перерезка по верхней границе продолговатого мозга	
15	7
5	3
2	2
Перерезка полушарий	
32	19
17	15
16	15
Перерезка под 4-м желудочком	
6	6
4	3
2	2

Явления, замеченные при перерезках средних частей головного мозга и обозначенные словами «угнетение рефлексов», могли бы быть приписаны следующим побочным обстоятельствам, сопровождающим эти перерезки: 1) обескровле-

нию пораненных частей; 2) боли от перерезки нервов и 3) боли от поранения мозга. Первое из этих влияний могло быть проверено опытом, и такие опыты были сделаны.

Мозг не поранен	
Левая нога	Правая нога
10	10
6	7
Левая нога	Правая нога
13	15
15	15
Перерезка зрительных чертогов	
70 н. р.	70 н. р.
3 мин. спустя	
22	20
Перерезка полушарий	
31	26
27	21
Перерезка сердца	
22	13
16	11
Перерезка зрительных чертогов	
100 н. р.	100 н. р.

Выше было сказано, что лягушка способна, повидимому, чувствовать боль, причиняемую перерезкой по lobi optici. Если это так, то явления, обозначенные словами «угнетение рефлексов», могли бы объясняться очень просто следующим образом: когда лягушке причинена сильная боль перерезкой ли нервов или мозговых масс, то она не может чувствовать слабого раздражения кожи сильно разведенной кислотой, и проба на рефлексы дает отрицательный результат. Рядом с признаками боли от перерезки loborum opticorum мы видели, однако, что таких признаков при перерезке зрительных чертогов, когда получается наиболее резкое угнетение рефлексов, нет; видели, что угнетение это длится долее, чем признаки

боли (в противном случае измерение рефлексов на лягушках с перерезкой средних частей головного мозга и, в частности, по lobi optici было бы невозможно); наконец, далее встретимся с новыми доводами против угнетающего действия боли или последующего за нею расслабления нервной системы (Abspannung).

II. ХИМИЧЕСКОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ СПИННОМОЗГОВОЙ ОСИ

Химическое раздражение в том виде, как оно прикладывалось к спинномозговой оси на различных высотах, и именно с искусственно образованных поперечных разрезов последней, важно в том отношении, что оно действует лишь на поверхностные слои раздражаемой части, не проникая в ее глубь; следовательно, дает эффекты, соответствующие возбуждению поверхностных слоев раздражаемого органа. В этом отношении оно представляет большое преимущество перед электрическим раздражением, прилагаемым таким же образом к поперечным разрезам.

Раздражителем служила во всех опытах поваренная соль, так как при ее посредстве получились совершенно убедительные результаты. Для более легкого раздражения соль употреблялась в виде раствора, для более сильного кристаллы прямо прикладывались к поверхности разреза.

Форма опытов очень проста. После перерезки мозга в том или другом месте все части его кпереди от разреза удаляются из черепной полости, и животное оставляется в покое до прекращения кровоизлияния. Сгустки, наполняющие черепную полость, тщательно удаляются; затем измеряются рефлексы, после чего прикладывается к обнаженному поперечному разрезу раздражающее вещество, и в течение первой же минуты рефлексы измеряются вновь. Значит, раздражение прикладывается уже много после того, как прекратился эффект предшествующей перерезки.

Раздражение солью поперечных разрезов полушарий не дало определенных результатов. Наоборот, *раздражение по-*

варенной солью поперечного разреза зрительных чертогов дает сильное угнетение рефлексов, притом при совершенном покое животного, раньше чем вызываются этим раздражением движения и конвульсии.

Угнетения при химическом раздражении разрезов по lobi optici и по верхней границе продолговатого мозга наблюдать не удалось, потому что раздражение в этих местах почти тотчас же вызывает сильные движения и конвульсии.

Угнетения с разреза спинного мозга (под 4-м желудочком) *не наблюдается, хотя животное остается при этом совершенно спокойным.*

Ввиду того обстоятельства, что с разрезов средних частей головного мозга легко вызываются химическим раздражением насильственные движения с признаками боли (бегство, иногда с криком, прерываемое конвульсиями и переходящее в тетанус), а при раздражении зрительных чертогов получается сильное угнетение рефлексов при полном покое животного, последний факт приобретает очень важное значение, указывая, что раздражение падает здесь на нервные образования, возбуждение которых, не сопровождаясь признаками боли, дает резкое угнетение рефлексов. Этот вывод усиливается еще тем обстоятельством, что с разреза зрительных чертогов иногда удается на одном и том же животном получить угнетение рефлексов не один, а несколько раз, употребляя сначала слабое, а потом сильное раздражение: Привожу такой именно пример.

Перерезка зрительных чертогов; по удалении сгустков

Левая нога	Правая нога
10	11
7	7
Раздражение соляным раствором.	Животное покойно
50 н. р.	50 н. р.
80 н. р.	80 н. р.
Раздражение раствором	удалено 5 мин. спустя
10	11

Опять раздражение раствором	
19	15
15	13
Раствор удален	
11	8
Кристаллы соли на разрез	
40 н. р.	40 н. р.
Конвульсии	

Итак, этими опытами установлено *присутствие в зрительных чертогах лягушки нервных механизмов, угнетающих рефлексы при возбуждении, и отсутствие таковых в спинном мозгу.*

III. ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ СПИННОМОЗГОВОЙ ОСИ

Опыты тетанизации (вертящимися индукционными токами) спинномозговой оси с искусственно образованных поперечных разрезов требуют от экспериментатора большого терпения и большой осмотрительности, потому что действовать можно только очень слабыми токами, не вызывающими с разрезов движений, с другой стороны, очень близко стоящими к этому пункту по силе. Вне этих узких пределов раздражение, вызывая движения, не дает возможности мерить рефлексы, а с противоположного конца оно оказывается недействительным. Но и при предосторожностях опыты могут не удаться, если на обнаженной поверхности разреза накопится жидкость.

Приведу несколько примеров.

После перерезки зрительных чертогов
и очищения черепной полости от сгустков

Левая нога	Правая нога
9	9
Тетанизация	
20	42
Покой	
14	13

Тетанизация	
60 н. р.	20
Покой	
17	20
Тетанизация	
80 н. р.	58
Покой	
52	10
Перерезка по верхней границе продолговатого мозга	
8	9
Тетанизация	
19	16
Покой	
7	11
12	13
Тетанизация	
29	35
Покой	
24	30
24	27
13	14

К тому, что дало химическое раздражение, опыты с электрическим раздражением прибавили лишь признак слабого угнетения рефлексов с разреза по верхней границе продолговатого мозга.

Итак, описанными опытами установлен в сущности один только, но очень важный факт: *угнетение рефлексов с разрезов зрительных чертогов, необъяснимое ни обескровлением пораненного органа, ни вмешательством в явления чувства боли.*

Дальнейшие опыты возбуждения спинномозговой оси с периферии, и именно с кожи, я не привожу*, потому что они

* Это сказано мною теперь, в 1904 г.

потеряли всякое значение после моих же позднейших опытов с раздражением чувствующих нервов.

Опыт угнетения рефлексов с разреза зрительных чертогов был показан мною в 1862 г. Брюкке и Людвигу, благодаря чему факт был признан в Германии.

Дальнейшую судьбу этого вопроса смотри в моих позднейших опытах с раздражением чувствующих нервов и в мемуаре о гальванических явлениях в продолговатом мозгу лягушки.

ПРИБАВЛЕНИЯ К УЧЕНИЮ О НЕРВНЫХ ЦЕНТРАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ [10]

I

В ряду опытов, описанных в № 1 — 3 «Медицинского вестника» нынешнего года, наблюдения производились исключительно над рефлексами в задних конечностях лягушки. Вопрос, имеют ли найденные там механизмы головного мозга значение и для прочих частей тела, оставался, таким образом, нерешенным. Теперь новый ряд опытов показал мне, что при действии растворами или кристаллами поваренной соли на поперечный разрез зрительных бугров в ромбическом пространстве рефлексы от кислоты на кожу задерживаются и в передних конечностях. Форма опытов очень проста: лягушка берется в руку наблюдателя так, чтобы ее передние конечности висели свободно вниз; последние и погружаются в рюмку со слабым водяным раствором серной кислоты. Для определения в каждом данном случае наилучшей крепости раствора руководствуются теми же правилами, какие описаны для опытов над задними конечностями. Явно, что первое опускание конечностей в кислоту делается несколько минут спустя по перерезании головного мозга в ромбическом пространстве, а второе — после действия на этот поперечный разрез солью. Раздражения головного мозга в других местах, равно как другими деятелями, т. е. разрезами и электричеством, я не делал, потому что при этих условиях явление задержания рефлексов и на задних конечностях лягушки уже капризно, здесь же эти колебания должны усиливаться еще и тем, что передние конечности вообше тупее к возбуждению кислотой,

чем задние, притом по устройству своему они не допускают производства опытов в такой чистой форме, как задние. Как бы то ни было, а задержание рефлексов в передних конечностях только от действия солью на зрительные бугры указывает уже явным образом, что задерживатели отраженных движений и для этих частей тела совпадают по распределению их в головном мозгу с механизмами, задерживающими рефлексы в задних конечностях.

Этим я хочу только сказать, что оба рода механизмов должны лежать в зрительных буграх, четверных возвышениях и верхних частях продолговатого мозга. Но как они там лежат, отдельно ли друг от друга или вместе, т. е. задерживатель для задних конечностей есть ли вместе с тем и задерживатель для передних или нет, этого сказать теперь нельзя. Решение этого вопроса принадлежит будущему. Равным образом теперь нельзя еще определить места в головном мозгу лягушки, из которого задерживались бы преимущественно рефлексы туловищных мышц (я не делал этих опытов потому, что раздражать кожу туловища так, чтобы раздражение оставалось в двух сравниваемых случаях сколько-нибудь одинаковым, невозможно); но можно уже сказать утвердительно, что и эти механизмы по месту своего нахождения в головном мозгу совпадают с задерживателями конечностей. Им в самом деле негде иначе быть, потому что их нет ни в мозговых полушариях, ни в спинном мозгу.

Итак, *у лягушки зрительные бугры, четверные возвышения и верхняя часть продолговатого мозга вмещают в себе нервные центры, задерживающие вообще отраженное движение.*

II

Со времени обнародования в начале этого года моих наблюдений над механизмами у лягушки, задерживающими отраженные движения в ее задних конечностях, мне часто приходилось показывать эти опыты в Париже, Вене, Берлине. При этом приходилось иногда видоизменять частности опыта то со стороны внешних приемов, то относительно времени наблю-

дения. Плодом этих видоизменений было приобретение следующего факта. Если раздражение зрительных бугров в ромбическом пространстве солью очень сильно, то у лягушки более или менее скоро, но всегда появляются конвульсии. В удачных опытах задержание подмечается обыкновенно ранее наступления этих конвульсий, и опыт имел прежде доказательную силу только при этом условии. Теперь я убедился, однако, что можно верить задержанию рефлекса и в том случае, если он наблюдается (а задержание в этом случае постоянно) и по прекращении конвульсий. Стоит в самом деле удалить соль и дать отдохнуть совершенно парализованному животному полчаса и более, и рефлексы снова появляются. В том, что после сильного действия соли на мозг параличное состояние лягушки заключается в возбуждении механизмов, задерживающих рефлексы, можно убедиться еще и так: удаливши соль и давши отдохнуть животному минут 10 (оно остается еще параличным), перережьте спинной мозг — рефлексы от кислот появляются.

Я воспользовался этой новой формой опыта для решения вопроса, изменяется ли раздражительность движущего нерва под влиянием возбуждения механизмов, задерживающих рефлексы, т. е. в то самое время, когда рефлекс ослаблен. С этой целью у лягушки вскрывается предварительно полость черепа; потом in regione pelvica на все сосуды, идущие к задним конечностям, накладывается ligature en masse, за исключением нервов,* вслед за тем отсепаровывается седалищный нерв по всей длине и делается резекция всего бедра. Седалищный нерв остается, таким образом, единственной связью между туловищем и голенью со стопой. Лягушка укрепляется неподвижно на приличной подставке и к седалищному нерву приклады-

* Бернар делает эту операцию в очень изящной и удобной форме. У лягушки делается со спины разрез кожи in regione pelvica. Нижний конец oss. coccygis отделяется от окружающих тканей и кость поднимается кверху. Этим обнажаются и нервы, и сосуды, идущие к конечностям. Лигатура подводится под все нервы и стягивается вниз.

ваются не дающие поляризации мейснеровы электроды. Нерв возбуждается размыкательным ударом от вторичной спирали аппарата Дюбуа. Сначала по перерезке головного мозга в ромбическом пространстве и по очищении поперечного разреза его от кровяных сгустков находится наименьшая сила удара, вызывающая сокращение в голени и стопе; потом та же история повторяется и после раздражения поперечного разреза зрительных бугров солью. Чтобы быть уверенным, что задержание рефлексов произведено этим раздражением действительно, необходимо раздражать до конвульсий и пробовать нервную раздражительность по прекращении их. Иначе всегда может быть место сомнению, существовало ли при данном раздражении задержание рефлекса или нет. Я производил опыт и до наступления конвульсий, и после них и ни разу не замечал понижения раздражительности движущего нерва. Напротив, с наступлением конвульсий раздражительность седалищного нерва скорее возрастает, чем падает. Это происходит, вероятно, от того, что электрическое возбуждение суммируется с конвульсивным. Как бы то ни было, а отсюда следует, что при акте задержания рефлекса раздражительность двигательного нерва не изменяется. Смысл этого факта относительно всего вопроса о задержании рефлексов есть следующий: рефлекс, на основании связанного с ним анатомического представления, рассматривается физиологами как последовательный ряд возбуждений чувствующего нерва центрального аппарата и движущего нерва с его мышцей. Явно, что и задержание рефлекса может быть объяснено a priori или понижением деятельности чувствующего нерва, или затруднением акта в центральной части отражательного аппарата, или, наконец, ослаблением раздражительности движущего нерва. Проба на изменение чувствующего нерва при задержании рефлексов была уже описана в первой публикации о задерживателях рефлексов. Определить изменения центральной части отражательного аппарата при этих условиях прямыми опытами невозможно. Оставалось, следовательно, произвести

наблюдения над движущим нервом. Они сделаны и дали отрицательный ответ.

На этом основании в связи с тем, что прежде найдено относительно изменения чувствительности при задержании отраженных движений, *можно полагать, что причина задержания рефлекса заключается главным образом в изменении деятельности центральной части отражательного спинномозгового аппарата*. Найденное в самом деле прежде изменение чувствительности при актах задержания рефлексов слишком незначительно, чтобы объяснить резкие последствия искусственного возбуждения мозга.

III

В явлениях, вытекающих из деятельности нервных центров, пространственные отношения играют, конечно, такую же роль, как и во всяких сложных чисто механических актах. На этом основании всякую физиологическую находку в области этих явлений очень полезно связывать с пространственными представлениями, не выдавая последних за истину, а принимая их как гипотезу и новую точку отправления для дальнейших опытов над нервными центрами. С этой целью я постараюсь развить на основании найденных фактов форменное (анатомическое) представление об аппарате, задерживающем рефлексы, другими словами, построить анатомическую схему, деятельность которой удовлетворяла бы всем, относящимся к задержанию отраженных движений, явлениям.

Поставив себе такую задачу, естественнее всего обратиться сначала к существующим уже в физиологии пространственным воззрениям на механизмы, задерживающие движение, например, к задерживательному аппарату сердца; и уже в случае, если занимающие нас явления не могут быть объяснены такими механизмами, следует строить новое.

Мы так и сделаем.

Вот существенные характеры аппарата, задерживающего движение сердца.

Центральная часть, задерживающий центр, суть начала сердечных ветвей бродящего нерва в продолговатом мозгу — нервные клетки.

Они должны иметь по крайней мере два отростка — волокно vagi и другое, чувствующее, на том основании, что сердце может быть задержано путем рефлекса. Если, например, лягушке перерезывать или разрушать спинной мозг, то сердце, как известно, останавливается.

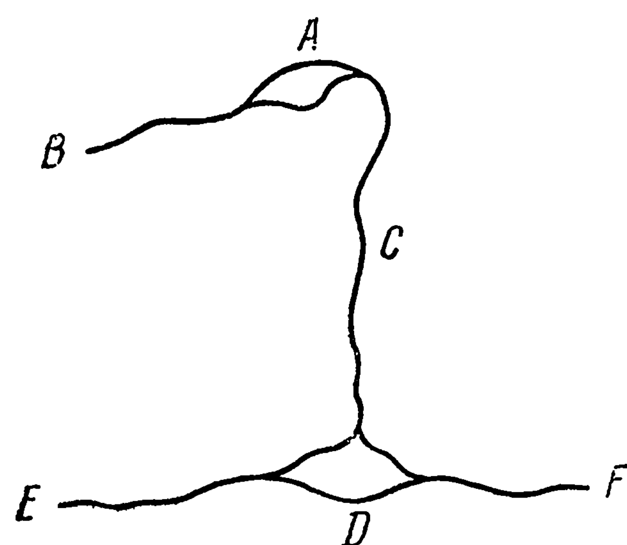


Рис. 1

A — клетка, из которой родится чувствующее волокно *B* и волокно бродящего нерва *C*, *DEF* — автоматический центр сердца с отростками

Бродящий нерв (его сердечные ветви) представляет некоторым образом задерживательный отросток центрального аппарата. Свойство этого отростка заключается в том, что раздражение его в какой бы то ни было точке по всей длине нерва вызывает задержание сердечных движений.

Бродящий нерв в самом сердце кончается в нервную клетку, представляющую центр для самостоятельного автоматического движения сердца. Движение это, как на него ни смотри, сводится в сущности все-таки на рефлективное. Стало быть, в наипростейшей схематической форме автоматический сердечный центр, клетка, в которую кончаются волокна vagi, должна снова иметь два отростка.

Таким образом, анатомическая схема для аппарата, задерживающего движение сердца, должна иметь в наипростейшем виде форму, представленную здесь на рис. 1.

В нашем случае задерживающие центры, нервные клетки, рассеяны по существу зрительных бугров, четверных возвышений и верхней части продолговатого мозга.

Они должны иметь чувствующий отросток, потому что и у нас задержание может происходить путем рефлекса. Должны иметь необходимо и отросток, соответствующий бродящему нерву, потому что задерживающие центры не спускаются ниже чет-

вертого желудочка, спинномозговые же отражательные аппараты туловища и конечностей лежат ниже продолговатого мозга. Явно, что у нас отростки, соответствующие бродящему нерву, должны лежать в самом существе верхней части спинного мозга; притом они могут, особенно для верхних конечностей, быть лишь очень короткими.

Между нашим задерживательным отростком и бродящим нервом есть, следовательно, большая анатомическая разница. Наш лежит в существе спинного мозга промеж большинства волокон, очень отличных от него по свойствам; бродящий же нерв лежит вне центральных мозговых масс, притом его задерживающие волокна не имеют такого множества отличных от них соседей.

Этими-то анатомическими разницами и объясняется, может быть, существующее между обоими отростками физиологическое различие: раздражение vagi по длине его задерживает движение сердца, у нас же раздражение верхней части спинного мозга остается без влияния на рефлексы. Мысль о том, что нервное волокно, входя в мозговые центры, теряет некоторые из своих физиологических свойств, уже носится в воздухе: над этим работал уже Ван-Дин, работает в настоящее время Бернар и, наконец, об этом уже сообщил мне словесно Людвиг. Стало быть, принять эту мысль как гипотетическое объяснение существующего различия между двумя фактами уже позволительно.

Спинномозговой отражательный аппарат в наипростейшей схематической форме может быть рассматриваем как сочетание чувствующего и движущего волокна одною или несколькими нервными клетками.

Задерживающий отросток должен и у нас кончаться в центральную часть отражательного аппарата.

Следовательно, наша схема, лишь при помощи одной очень вероятной гипотезы, может быть принята совершенно подобною схеме задерживающего аппарата сердца.

Есть, однако, возможность выстроить другую, в которой эта гипотеза избегается, но в которую вводится зато новая. Вот план к этой другой схеме.

Известно, что рефлексы легче вызываются у животных обезглавленных, чем у совершенно здоровых, т. е. при целости нервных центров. Соответственно этим двум физиологическим различиям рефлексов можно думать, что и анатомические пути их различны. Если, в самом деле, представить себе центральную часть спинномозгового отражательного аппарата, состоящего по крайней мере из 2 клеток (рис. 2), *A* и *B*, то можно предположить, что у обезглавленного животного рефлекс происходит в направлении линии *САВД*, а у целого — по *САЕВД*. Представьте далее, что клетка *E* в продолговатом мозгу представляет, так сказать, конечный пункт центральных механизмов, задерживающих рефлексы. Тогда будет понятно, почему с движением рефлекса по пути *САЕВД* он бывает несколько задержан, а у обезглавленного животного при движении его по линии *САВД* сравнительно усилен. Рефлекс двигается в самом деле при первом условии через центр, которого возбуждение состоит в задержании рефлекса. Читателю становится также понятно, почему при разрезах головного мозга или при иных раздражениях его в линиях *a*, *b*, *c* характер задержанного рефлекса, т. е. его задержание, выступает очень резко; в случае же, когда разрез перешел книзу границу *E*, характер задержаний окончательно исчезает. Тогда и раздражение спинного мозга, конечно, уже не может вызвать задержанного рефлекса, потому что путь *САЕВД* разрушен и рефлекс может от *A* к *B* переходить лишь по прямой, т. е. иметь по условию только усиленный характер.

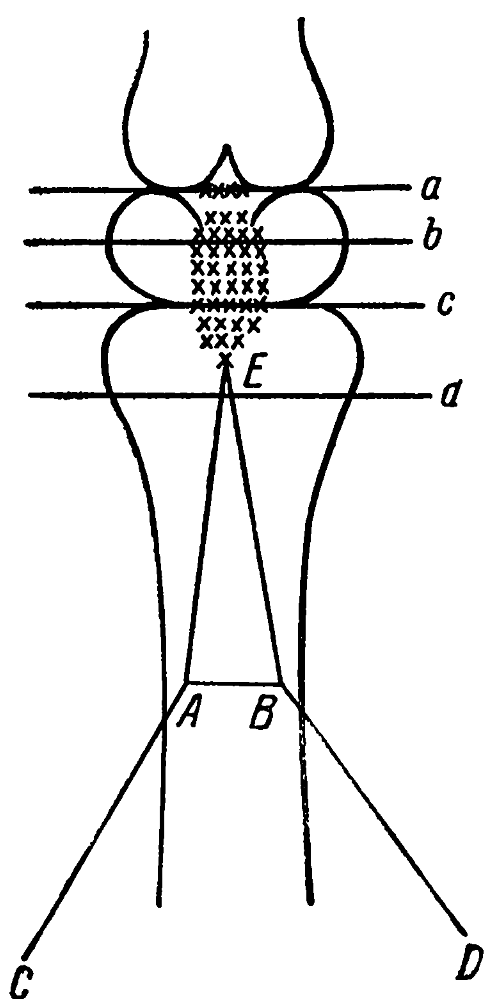


Рис. 2

Здесь, как читатель видит, прежнего недоумения относительно отсутствия всякого влияния на рефлекс со стороны воз-

буждения верхней части спинного мозга уже не существует, зато в гипотезу введено произвольное предположение, что в животном с целой нервной системой рефлексу удобнее идти по пути более длинному AEB, чем по прямой AB. Произвольность этого предположения и делает в моих глазах первую гипотезу более вероятной, чем вторую.

При развитии первой гипотезы мы, однако, не коснулись вопроса, можно ли с принятием ее объяснить себе общеизвестный факт усиления рефлекса при обезглавлении животного. Об этом и скажем теперь несколько слов.

На основании того, что центры, задерживающие рефлексы, подобно последним, возбуждаются к деятельности путем раздражения чувствующего нерва, можно думать, что и задерживательный аппарат, подобно движущему (двигательный нерв и его мышца), находится в постоянном незначительном тоническом возбуждении. Одно другому нисколько не противоречит: стоит только принять, что возбуждение к движению несколько сильнее возбуждения к задержанию, тогда понятно, почему тон двигательного аппарата делается ощутимым. Принявши еще раз задерживательный ток, необходимо принять вместе с тем, что он выходит из головного мозга. Стало быть, удаление последнего должно при одних и тех же условиях облегчать происхождение рефлекса.

В пользу развитого воззрения говорят до сих пор лишь числа. В самом деле, по моим опытам, отношение между силой рефлекса у целого и обезглавленного животного может быть выражено в самом неудачном для моего объяснения случае дробью 40 : 6, а при искусственном сильном возбуждении задерживающих центров солью оно может доходить до ∞. Явно, что первое число 40 может быть произведено лишь возбуждением задерживающих центров, очень слабым. А к таким и принадлежит тоническое, по крайней мере для зрительного и двигательных нервов. Вопрос этот может быть, впрочем, подвергнут экспериментальной критике.

НОВОЕ ПРИБАВЛЕНИЕ К УЧЕНИЮ О МЕХАНИЗМАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ[11]

В № 34 и 35 *Медицинского Вестника, 1863 (Прибавления к учению о задерживательных центрах)* была речь о тоническом возбуждении механизмов, задерживающих отраженные движения, как о причине усиления рефлексов по обезглавлении животных. Там мысль эта была высказана в форме гипотезы; теперь же я приведу ряд опытов в подкрепление ее. Вот каким образом развились эти опыты.

Положим, что тоническое возбуждение означенных центров действительно существует. В таком случае естественно предполагать, что оно, подобно мышечному тону, по природе будет отраженным и станет выражаться эффектами, прямо противоположными последнему. А отсюда должно необходимо следовать, что у обезглавленного животного явления мышечного тона должны быть выражены сильнее, чем у животного с нетронутыми задерживающими центрами. Нужно, стало быть, сравнить между собою явления мышечного тона при этих двух условиях на одном и том же или на двух животных рядом.

Вытекающая отсюда форма опытов ясна: с одной стороны, всегда берут лягушку с перерезанным спинным мозгом; с другой — или совершенно здоровое животное, или с перерезкой головного мозга в ромбическом пространстве, или, наконец, на верхней границе продолговатого мозга; и в обоих случаях производят путем искусственного раздражения кожи Брондджистово явление. Форме перерезки головного мозга на верхней границе продолговатого должно быть уже a priori отдано преимущество перед разрезом его в ромбическом пространстве —

й случаю здорового животного, потому что в первом моем исследовании над центрами, задерживающими отраженные движения (см. Медицинский Вестник, №№ 1, 2, 3, 1863), было показано, что путем рефлекса механизмы возбуждаются всего легче при перерезке головного мозга на верхней границе продолговатого. Далее, опыты можно разнообразить еще тем, что наблюдать явления мышечного тона под влиянием химического раздражения различных частей головного мозга, т. е. во время искусственного возбуждения механизмов, задерживающих рефлексы.

Я производил опыты по этому плану во всех подробностях и из них оказалось, что твердые результаты можно получить только от сравнения явлений мышечного тона у обезглавленной лягушки с такими же явлениями у животного, у которого головной мозг перерезан на верхней границе продолговатого. Причина этому следующая: здоровая лягушка или животное с перерезанными зрительными буграми, будучи вертикально повешены, редко остаются столько времени в покое, чтобы можно было следить за явлениями искусственно вызванного мышечного тона; а при раздражении головного мозга солью к беспокойству животного примешиваются еще и конвульсии.

Итак, вот окончательная форма опытов: лягушке перерезывается со спины нервное сплетение одной из задних конечностей, чтобы в положении парализованной ноги иметь критерий для суждения об изменении положения раздражаемой; затем животному перерезывается или спинной мозг, тотчас под 4-м желудочком, или головной, на верхней границе продолговатого. Последнюю перерезку можно делать и прямо через черепные кости, так как место разреза через них обрисовано довольно ясно; но, конечно, лучше предварительно вскрыть верхнюю покрышку черепа и затем уже делать разрез. Животное привешивается за морду вертикально в воздухе и ему дают минуты 2 оправиться от эффекта поранения нервных центров. Затем слегка щиплют пинцетом или верхушку самого длинного

пальца здоровой нижней конечности, или боковую поверхность наружного пальца той же лапки. За раздражением непосредственно следует движение соответствующей конечности, которое оставляет по себе след в форме измененного положения всего члена, особенно же раздражаемой лапки. Это-то и есть искусственно вызванное Бронджистово явление[12], т. е. явление отраженного мышечного тона. Наблюдение относится к следующим 3 моментам всего явления: к характеру движения ноги тотчас вслед за раздражением, к величине остающегося затем мышечного сокращения и к продолжительности последнего.

Прежде, однако, чем описывать в частности весь этот ряд явлений, нужно сказать несколько слов в защиту употребленного способа раздражения кожи; иначе читатель может усомниться в верности моих результатов. Всякому, конечно, понятно, что при описываемых опытах раздражение должно бы удовлетворять следующим трем условиям: 1) оно должно было бы оставаться в двух сравниваемых опытах постоянным, 2) поскольку здесь наблюдаются не только явления, непосредственно вытекающие из раздражения, но и дальнейшие его последствия, раздражение должно длиться очень короткое время; наконец, 3) оно должно падать только на кожу и никаким образом не действовать на подлежащие мышцы. Найти раздражитель, удовлетворяющий всем этим условиям, едва ли возможно. Слабая кислота не годится потому, что она остается на лапе и после того, когда произошли движения, а тогда смывать ее нельзя, потому что всякое прикосновение к раздраженной конечности разрушало бы или, по крайней мере, видоизменяло явления мышечного тона. Электрические удары не могли быть употреблены на том основании, что они действовали бы и на мышцы. Термическое раздражение трудно регулировать. Поэтому я и остался при первоначальной форме раздражения кожи пинцетом. К счастью, разница в явлениях, представляемых животным с целым продолговатым мозгом и без него, так резка, что незначительная разница в силе щипков не имеет в этих опытах влияния на результаты.

А вот и самые результаты.

В присутствии продолговатого мозга легкое щипанье лапки производит часто одно, но столько же часто ряд следующих друг за другом движений раздражаемой конечности. Деятельный момент мышечного сокращения не представляет ничего особенного, но акт расслабления мышц очень характерен: он наступает как бы мгновенно, поднятая конечность падает, как плеть, совершенно как парализованная. Если за раздражением следует ряд движений, то в конце расслабления задней конечности появляется сокращение мышц, вытягивающих лапку, — ряд движений, явным образом указывающий на то, что животное старается убежать от раздражения. Когда же за раздражением кожи следует одно движение, то в конце мышечного расслабления не замечается вытягивания лапки: в большинстве случаев она, напротив, останавливается в согнутом положении, именно верхушка ее выворачивается кнаружи, кпереди и кверху. Это изменение положения бывает, однако, выражено не резко (рис. 1) и никогда не длится более 10 мин., даже в том случае, если опыт производится над лягушкой на свободном воздухе, когда кожа, как известно из опытов Виттиха, засыхая, мешает расправлению лапки. Когда же лягушка подвешена в пространстве, насыщенном водяными парами, то измененное положение лапки длится еще менее времени.

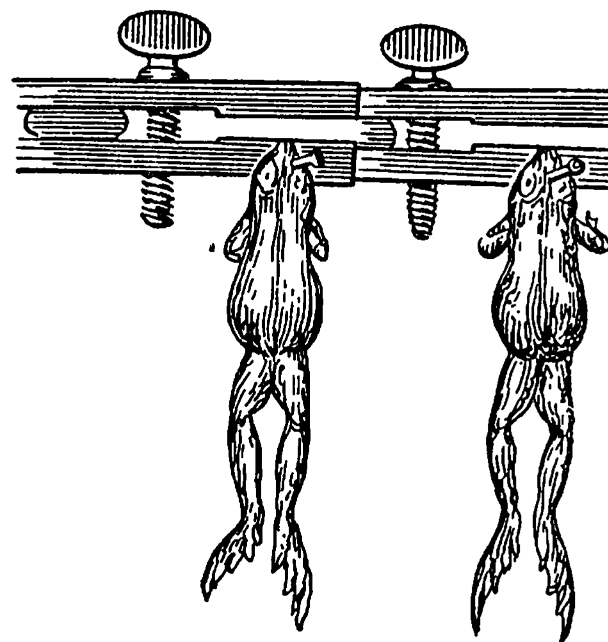


Рис. 1.

Одна и та же лягушка тотчас после щипка и 10 мин. спустя.

Явления имеют отличный характер, когда раздражение кожи производится у лягушки с перерезанным спинным мозгом. Здесь легкое щипанье всегда вызывает одинаковое движение раздражаемой конечности; и акт мышечного расслабления наступает не мгновенно — конечность растягивается как бы

постепенно и расслабление не достигает собственно никогда своего конца—в мышцах ноги остается надолго тоническое сокращение, выражающееся измененным положением всего члена, особенно же резко в раздражаемой лапке. Последняя выведена из своего прежнего положения в том же направлении, как и при опытах с продолговатым мозгом; но здесь это изменение чрезвычайно резко; лапка становится часто под прямым углом к продольной оси голени. И продолжительность этого последовательного за раздражением кожи тонического сокращения мышц здесь несравненно более, чем в вышеописанном случае. В пространстве, насыщенном водяными парами, оно держится обыкновенно до получаса и более, следовательно, втрое долее, чем при опытах с продолговатым мозгом. Постепенное исчезание тонического сокращения мышц, уже независимо от формы опыта в пространстве, насыщенном водяными парами, говорит в пользу того, что в продолжительности явления засыхание кожи не играет роли; чтобы убедиться, однако, в этом несомненным образом, я производил опыты над лягушками в свободном воздухе. Тут измененное положение конечности держится более двух часов и собственно ослабевает явным образом лишь в течение первого получаса, а затем остается почти на одной степени. Примером могут служить фотографические изображения одной и той же лягушки во время такого опыта, снятые последовательно через каждые полчаса (рис. 2; рис. 1 есть тоже фотографический снимок тотчас после щипания лапки).

Вот и весь ряд явлений.

Как же их понимать?

В настоящее время я ограничусь пока определением смысла последовательного за раздражением кожи тонического сокращения мышц.

Конштейн в своем исследовании мышечного тона (Kurze Ueber. d. Lehre d. Muskelton, Arch. f. Anat. und Physiologie, 1863, Heft II), доказал, что в обезглавленной лягушке Бронджистово явление развивается мало-помалу вследствие слабого, но постоянного, чувственного раздражения. Поэтому можно

было бы думать, что и занимающее нас явление, поскольку оно продолжительно, поддерживается этими моментами, искусственное же раздражение кожи по своему эффекту резюмируется лишь в одном движении конечности. Легко убедиться, однако, что такое воззрение неосновательно: тоническое мышечное сокращение, по мере удаления от момента искусственного раздражения кожи, должно было бы возрастать, а оно, напротив, постепенно ослабевает.

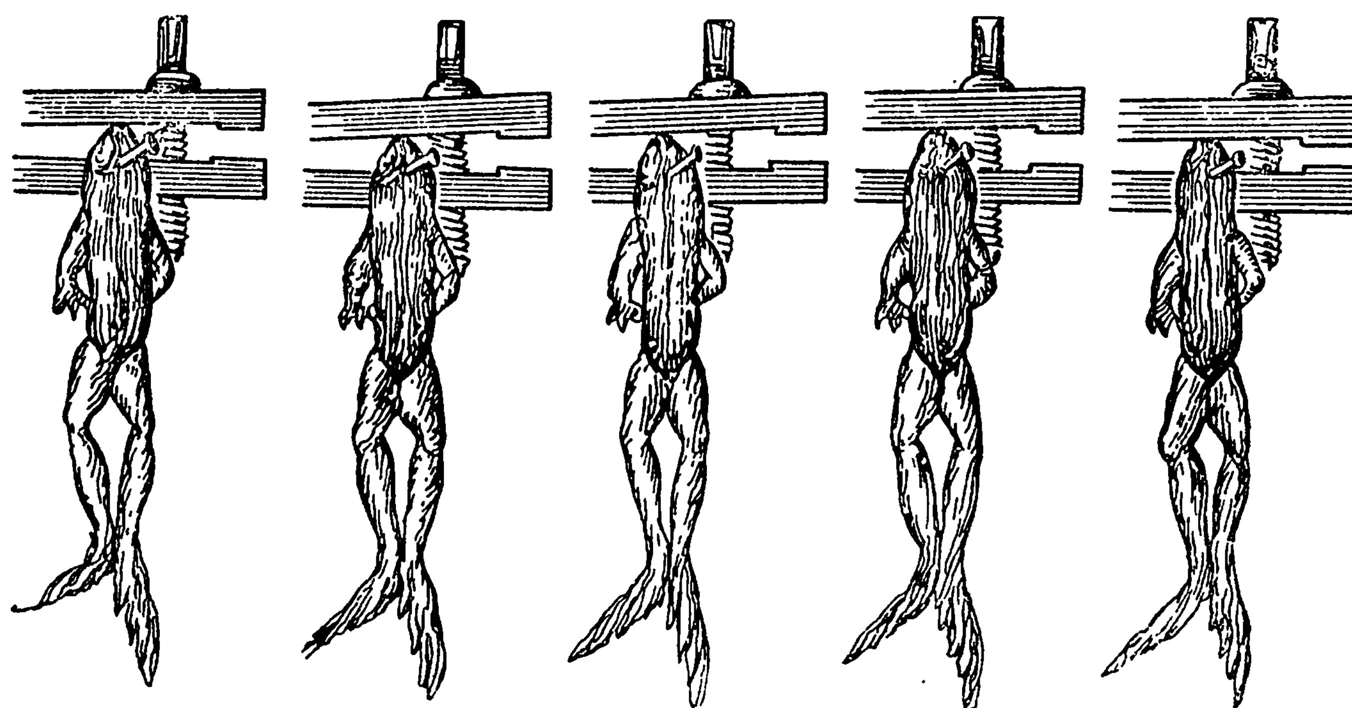


Рис. 2

Можно было бы смотреть далее на это явление как на след собственно предшествовавшего движения, т. е. искать причину его в одном только двигательном аппарате, не обращая внимания на чувственный. Но и это предположение опровергнуть легко. Тогда нельзя было бы объяснить, в самом деле, того обстоятельства, почему последовательное тоническое сокращение мышц выражается особенно резко только в сгибателях раздражаемой лапки, а в мышцах голени и бедра слабо, тогда как во время движения ноги все флексоры ее сокращаются приблизительно с одинаковой силой. Против разбираемого предположения говорят, сверх того, следующие опыты: если у обезглавленной лягушки, вместо лапки, щипать какое-нибудь другое место кожи и щипать даже сильнее, чем лапку, то последовательного изменения в положении последней не

замечается, несмотря на то, что развивающееся из раздражения кожи движение, по внешнему характеру, совершенно тождественно с движением конечности от щекотания лапки.

Более прямые опыты в пользу существования чувственного следа в разбираемых явлениях невозможны. Но и приведенные доказывают, конечно, это присутствие несомненным образом, особенно если припомнить аналогическое явление — световые следы — в сфере зрительных ощущений.

Итак, не подлежит сомнению, что в описываемых опытах остающееся за раздражением кожи тоническое сокращение мышц обязано своим происхождением чувственному следу; другими словами, явление это тождественно с Бронджистовым феноменом, т. е. с явлением отраженного мышечного тона.

А отсюда и выходит:

1) *что отражающие спинномозговые центры, когда они действуют независимо от головного мозга, обладают способностью сохранять долгое время после внешнего раздражения экситомоторные эффекты в форме положительного следа*; 2) *что то же свойство, но в несравненно слабейшей степени, имеет спинной мозг и в связи с продолговатым.*

Теперь, конечно, родится вопрос, отчего зависит разница в результатах, когда действует спинной мозг один и в связи с продолговатым. Решить этого положительно я, к сожалению, еще не в силах. Вот три важных обстоятельства, между которыми следовало бы выбрать одно.

1) В случаях обезглавленной лягушки и при целости продолговатого мозга раздражение кожи возбуждает два отражательных аппарата, совершенно отдельных друг от друга и в анатомическом и в физиологическом смысле.

2) В произведении явлений мышечного тона участвуют в обоих отдельных случаях одни только центральные аппараты спинного мозга, из продолговатого же выходят только влияния задерживающие, т. е. ослабляющие эти рефлексы; наконец,

3) и спинномозговые и центры продолговатого мозга участвуют в деле произведения явлений мышечного тона; но из последнего (продолговатого мозга) выходят вместе с тем и ослабляющие влияния.

Первое объяснение исключает парализующее влияние продолговатого мозга на рефлексы; вторые же два предполагают его. И поскольку мои прежние опыты доказывают возможность возбуждения задерживательных центров продолговатого мозга путем раздражения кожи, постольку два последних объяснения вероятнее первого.

Поэтому-то в начале предлагаемого исследования и было сказано, что описываемые опыты дают факты, лишь *подкрепляющие* гипотезу о существовании тонического возбуждения механизмов, задерживающих рефлексы, *а не решающие* этого вопроса.

Как бы то ни было, а описанными опытами устанавливается новое важное свойство спинномозговых отражательных аппаратов — сохранять возбужденное состояние долгое время после внешнего раздражения в форме положительного следа. Нет сомнения, что это свойство лежит в основе способности животного заучивать движения, и потому свойство это по справедливости может быть названо спинномозговою памятью.

ЕЩЕ О ЦЕНТРАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ У ЛЯГУШКИ [13]

Из опытов Броун-Секара и Тюрка известно, что половинная перерезка спинного мозга производит у животного усиление чувствительности (hyperaestesia) в коже туловища со стороны, соответствующей перерезке. Явление это было бы равнозначуще усилению рефлексов, подобно тому, как такое усиление принимается при полной перерезке спинного мозга, если бы у животного не замечалось при этом на стороне туловища, противоположной перерезу спинного мозга, обратного явления, т. е. ослабления чувствительности, и если бы притом физиологическая школа расширила понятие о рефлексе до всякого движения, вызванного явственным чувственным возбуждением. Тогда можно было бы спросить себя далее, не есть ли эта гиперестезия или это усиление рефлексов вследствие половинной перерезки спинного мозга — результат удаления задерживающих центров, находящихся в тоническом возбуждении от спинномозговых отражательных аппаратов. В этой же последней форме вопрос допускал бы опытное решение.

В предлагаемом исследовании я вышел из ряда подобных мыслей. С одной стороны, мое предшествующее исследование (*Медиц. Вест.* 1864, № 15) сделало в высокой степени вероятным существование тонического возбуждения задерживающих центров; с другой стороны, я принадлежу к партии физиологов, принимающих рефлексы в очень широком смысле; наконец, думаю, что если явление односторонней гиперестезии

и не может быть объяснено вполне с точки зрения усиления рефлексов, то последнее может входить в целое явление как часть.

Предположим же, что односторонняя гиперестезия есть в самом деле результат удаления возбужденных тонически задерживательных центров. Такая мысль необходимо влечет за собою новое предположение, что проводники между задерживательными механизмами в головном мозгу и отражательными механизмами в спинном идут для левой стороны тела — по левой половине спинного мозга, а для правой — по правой. Отсюда же явно следует, что возбуждение задерживательных центров при половинной перерезке спинного мозга должно оставаться без влияния на гиперестезированную сторону тела, а с противоположной производить обычное действие.

Вот эта последняя мысль и была подвергнута мною опытной проверке.

Для сохранения единства условий в опытах лягушке перерезывалась половина спинного мозга в месте отхождения корней для нервов передних конечностей (в верхней части спинного мозга у лягушки это есть единственный характерный пункт). Затем перерезывался головной мозг в ромбическом пространстве и изменялась отражательная деятельность задних конечностей лягушки перед раздражением и после раздражения головного мозга поваренною солью. Рефлексы вызывались по обыкновению слабым кислым раствором, а сила их измерялась числом ударов метронома.

Опытов при половинной перерезке спинного мозга в вышеозначенном месте сделано мною 17. Из них только *в четырех* сила рефлексов на гиперестезированной стороне осталась при раздражении головного мозга солью абсолютно без изменения; в восьми ослабела очень незначительно и, наконец, в пяти — очень сильно, так что для слабых растворов кислоты разница между раздражительностью конечностей исчезла, хотя для щипанья и более сильных растворов кислоты она продолжала существовать очень ясно.

Приведу по три опыта для каждой категории случаев *.

1-я категория

Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici
Покой	Покой	Покой
11 7	18 7—9	10 6
Раздражение солью	Раздражение солью	Раздражение солью
28 7	60 ничего 4	60 ничего 8
Новое раздражение	60 ничего 3	После покоя новое раздражение
60 ничего 7	Покой	60 ничего 7
Продолжительный покой	24 4	
18 10	Новое раздражение	
Раздражение солью	60 ничего 7	
60 ничего 8		

2-я категория

Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici
Покой	Покой	Покой
20 ничего 3	9 6	7 4
Раздражение солью	Раздражение солью	Раздражение солью
60 ничего 11	60 ничего 14	60 ничего 8
60 ничего 13	Покой	100 ничего 5
	60 ничего 20	
	15	

3-я категория

Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici	Перерезка thalami optici
20 12	11 7	13 8
31 17	8 7	Раздражение
Раздражение солью	Раздражение солью	Не усп. 8
$>$ 60 31	32? 34	

* Во всех приведенных опытах числа для гиперестезированной стороны поставлены справа.

Покой	Покой	Новое раздражение	После покоя новое раздражение
> 60	> 60	93 43	> 60 35
Щипание не деятельно	Щипание производит сокращение		> 60 > 60 Щипание сильнее действует справа
			Значительно усилена кислота > 80 16

Всматриваясь в полученные результаты, нетрудно заметить, что во всех без исключения случаях угнетение рефлексов на стороне туловища, соответствующей месту перереза спинного мозга, слабее, чем на здоровой; а отсюда уже, конечно, следует, *что часть приводов, связывающих задерживательные центры с спинномозговыми отражательными аппаратами и лежащих в спинном мозгу, расположена в этом последнем органе для левой половины туловища слева и наоборот.*

Но как же объяснить то обстоятельство, что иногда рефлексы на гиперестезированной стороне не угнетаются вовсе или очень слабо, а другой раз очень сильно?

Это может происходить главнейшим образом от двух причин: от формы опытов и от анатомического расположения изучаемых приводов в спинном мозгу.

На обеих причинах нужно, стало быть, остановиться.

Что касается до влияния формы опытов, то я заметил, что на гиперестезированной стороне во всех без исключения случаях угнетение рефлексов является не вдруг, а постепенно; притом быстрота развития этого явления на различных животных очень различна. Следовательно, характер результата много зависит от того, в каком периоде явления прекращен опыт. На результат влияет также и концентрация кислого раствора: понятно, что угнетение разовьется тем быстрее, чем слабее раствор, вызывающий рефлексы, и наоборот. Я имею два опыта, в которых постепенность угнетения рефлекса выражена поразительно резко. Вот один из них.

Половина спинного мозга перерезана ниже корней плечевого сплетения

Затем перерезка thalami optici

22	9
> 20	5

Раздражение

	7
	9
	6
	11
	> 100

Соль удалена

Чувствительность справа к щипанию сильнее

Покой

> 100	21

Покой

32	12

Новое раздражение

	9
	11
	9
	16
> 60	> 60

После сказанного понятно, что в одном и том же случае может получиться в результате или очень слабое или, наоборот, очень сильное угнетение рефлекса.

Но этим нельзя, конечно, объяснить опыты первой категории. Здесь, несмотря на повторительное раздражение головного мозга солью, угнетения не получалось. Это-то обстоятельство и заставило меня думать, что может быть наибольшая часть приводов, сообщающих задерживательные центры с отражательными аппаратами задних конечностей, идет по верхней части спинного мозга, накрест, переходя из одной половины в другую, и что перекрещивание это у некоторых животных в месте отхождения корней плечевого сплетения уже совершилось вполне, а у других еще не совсем. Тогда у первых перерезка спинного мозга в месте отхождения корней плечевого сплетения

нарушала бы почти совсем связь между задерживательными центрами и отражательными аппаратами, а у других нет.

Мысль эту я старался проверить следующим образом.

Предполагая ее справедливою, необходимо допустить, что из 17 лягушек, употребленных для описанных опытов, только у четырех перекрещивание задерживательных приводов было выше места перерезки спинного мозга, у других же оно спускалось ниже. Нужно было ожидать, что половинная перерезка спинного мозга ниже корней плечевого сплетения будет значительно чаще давать факты отсутствия угнетения рефлексов при раздражении головного мозга, чем это было до сих пор. Я перерезывал спинной мозг (одну половину) на 1 и 2 мм ниже плечевого сплетения 11 раз и не получил угнетения рефлексов вполне только два раза, во всех же остальных случаях оно существовало, как и прежде, в более или менее сильной степени *.

Явно, следовательно, что мысль о перекрещивании приводов не имеет основания, а вместе с этим вопрос, почему существуют опыты, в которых вовсе не замечается угнетения рефлексов, остается нерешенным. Как бы то ни было, а из сказанного до сих пор выяснилось еще новое обстоятельство: *переходу задерживающего влияния из одной половины спинного мозга в другую существует какое-то особое препятствие*, что выражается тем, что задерживание рефлекса *развивается медленно*.

Установивши таким образом существование нормального пути задерживательного влияния в спинном мозгу слева для левой половины тела и справа для правой, определивши вместе с тем существование побочного пути этого влияния из одной половины спинного мозга в другую, естественно было стремиться локализировать нормальный путь в спинном мозгу еще более точным образом. К сожалению, малость спинного мозга у лягушки представляет в этом отношении непобедимые трудности: об отдельной перерезке задних, средних или передних столбов, а тем более о перерезке белого или о разрушении раз-

* Я не привожу этих опытов, потому что они ничем не отличаются от вышеприведенных.

личных отделов серого вещества не может быть, конечно, и речи. Можно лишь с некоторою уверенностью говорить о разрушении задней четверти спинного мозга и о сохранении передних столбов. Я по необходимости и ограничивался подобного рода разрезами спинного мозга, которые делались то на уровне корней плечевого сплетения, то выше, то ниже этого места. Результаты везде были приблизительно одинаковы. Именно, угнетение рефлексов на стороне перерезки спинного мозга было выражено несравненно сильнее, чем в предыдущих опытах, так что разница между раздражительностью обеих ног для щипанья исчезла вовсе, хотя в большинстве случаев и продолжала существовать для кислоты, особенно сильной. Были, однако, опыты, где и при последнем условии разницы между ногами не было.

Вот несколько таких опытов.

Перерезана задняя четверть спинного мозга справа и затем перерезан thalamus opticus	То же, что в соседнем опыте	То же, что в соседнем опыте
15 9	7 3—4	4 4
14 5	Раздражение	Раздражение
Раздражение	Не усп. > 30	4
Не усп. > 60	Покой	4
Конвульсии	> 60 > 60	11
Покой	Усилена кислота	> 60
Значительно усилена кислота	4—5 4	На щипанье разницы между ногами нет
> 50 > 50	На щипанье разницы нет	Усилена кислота
		16 8
Взят раствор $1/2$ воды $1/2$ кислоты		
> 40 14		
На щипанье разницы между ногами нет		

Сравнивши эти опыты с предыдущими, где перерезывалась вся половина спинного мозга, читатель, конечно, согласится,

что разница между ними большая. Разницу же эту ничему другому приписать нельзя, как сохранению передних столбов спинного мозга в последнем ряду опытов. Отсюда же необходимо вытекает, что *нормальный путь задерживательного влияния головного мозга на спинномозговые отражательные аппараты заложен в передних* (несравненно вероятнее, чем в средних) *столбах спинного мозга, по крайней мере в задних его положительно нет.* Этому заключению нисколько не противоречит то обстоятельство, что разница между раздражительностью конечностей все-таки остается: естественно думать, что при quasi-четвертной перерезке спинного мозга страдают как нормальные, так и побочные пути задерживательного влияния.

Опытов в обратной форме, т. е. с перерезкой передних четвертей спинного мозга, я не делал, потому что, по еще большей неопределенности границ разрезов, от них трудно ожидать определенных результатов, между тем как последние, при перерезке задних четвертей, резки.

Дальнейшее локализирование задерживательных путей в спинном мозгу у лягушки, конечно, невозможно.

Обращаюсь теперь к основной мысли предлагаемого исследования, т. е. к вопросу о связи между Тюрковой гиперестезией и задерживательными влияниями.

Первый ряд опытов, где перерезывалась целая половина спинного мозга, нисколько не выяснил вопроса об этой связи, потому что насколько мысль эта подтверждалась опытами, где гиперестезия оставалась без изменения при возбуждении задерживательных механизмов, настолько она ослаблялась противоположными результатами. Второй ряд опытов, где перерезывалась задняя четверть спинного мозга, относится, наоборот, к этой мысли определенно.

В самом деле, из приведенных опытов этого ряда читатель, конечно, заметил, что перерезка задней четверти спинного мозга вызывает у лягушки столь же резко явление гиперестезии, как и перерезка целой половины этого органа. Далее читатель видел, что главнейшие пути задерживательных влияний

лежат, наоборот, в передних четвертях спинного мозга. Ясно, следовательно, *что между явлением Тюрковой гиперестезии и актом удаления задерживательного влияния головного мозга на спинномозговые отражательные аппараты тождества нет.*

Что же касается до вопроса, не входит ли, по крайней мере, момент удаления задерживательных центров в целое явление гиперестезии как часть, то вопрос этот на основании изложенных данных решен быть не может.

В заключение нужно заметить, что при этих опытах раздражение головного мозга производилось сильно и не обращалось внимания, произойдут ли конвульсии или нет, так как смысл раздражения от этого не страдает.

Исследования мои относительно задержания рефлексов ограничивались до сих пор сферою спинномозговых нервов. Интересно было видеть, простирается ли влияние задерживающих центров и на рефлексы, в которых принимает участие симпатический нерв рядом со спинномозговым. Для этой цели были избраны мною в теле лягушки следующие рефлексы: остановка сердца от раздражения симпатического нерва — явление Бернштейна, и движение животного конечностями при раздражении того же нерва. Раздражителем был взят прерывистый индукционный ток. Сначала в животном с перерезанным в ромбическом пространстве головным мозгом определялась степень тока, потребная для вызывания рефлекса, затем головной мозг раздражался солью и проба на рефлекс возобновлялась.

Как в том, так и в другом случае определенного изменения в силе отраженного движения не было; и потому, казалось бы, что этими опытами вопрос о влиянии задерживающих центров на подобного рода рефлексы решается отрицательно. На самом деле этого, однако, нет. Я пробовал вызывать рефлексы у лягушки не кислотой на кожу задней лапки, а прерывистым индукционным током на ischiadicus, и смотрел, произойдет ли в них изменение при раздражении головного мозга солью. Изменений в силе рефлекса и здесь не было.

Ясно, что изложенные выше опыты решить дела не могут.

НОВЫЕ ОПЫТЫ О ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ МЕХАНИЗМАХ В МОЗГУ ЛЯГУШКИ, ОПРОВЕРГАЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ, ПРОИЗВЕДЕННЫЕ В ЛАБОРАТОРИИ ШИФФА * [14]

В лаборатории М. Шиффа и под его руководством один из его учеников повторил мои опыты с задерживанием рефлексов у лягушек (Setschenow, Physiol. Stud. über d. Hemm. im Gehirn des Frosches, Berlin, 1863). Результаты этих новых опытов во многих отношениях отличаются от полученных мною результатов; естественно, что Шифф и его ученик должны были придти и к другим общим выводам: они отвергли существование в мозгу задерживающих центров, наличие которых я установил на основе моих исследований.

Основное отличие результатов моих опытов и опытов Шиффа заключается в следующем. Я нашел, что:

1) Раздражение мозга, начиная от *thalami optici* и вплоть до верхней границы продолговатого мозга, всегда влечет за собой угнетение отражательной деятельности спинного мозга.

2) Последняя, напротив, всегда сохраняется при раздражении спинного мозга пониже ромбовидной ямки.

3) У обезглавленной лягушки рефлексы, возникающие под влиянием сильного чувственного раздражения, никогда не угнетаются.

---

* Статья, излагающая эти опыты (Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin, 1864), прислана мне без упоминания имени автора опытов, в связи с чем я принужден ответить самому Шиффу.

4) Наоборот, такое угнетение более или менее сильно выражено у животного с сохраненным продолговатым мозгом или также четверохолмием.

Первый факт в соединении со вторым заставили меня предположить, что задерживающие механизмы находятся только в мозгу; третий факт вместе с четвертым привели меня к мысли, что задерживатели нужно представить себе как нервные центры, потому что их можно возбуждать рефлекторным путем.

В то время я еще не мог привести других оснований в пользу специфического характера задерживателей в головном мозгу лягушки, кроме указания на специфичность их местоположения.

Следует особенно подчеркнуть, что все рефлексы были мною получены путем раздражения кожи кислотой.

Шифф и его ученик пришли при повторении моих опытов, как уже сказано было, частично к другим результатам.

Установленные мною факты, перечисленные в п. 1 и 4, они подтвердили, но одновременно обнаружили, что при раздражении спинного мозга — непосредственном или рефлекторном — возникает угнетение, соответствующее силе раздражения. Короче, они нашли, что *за раздражением любой, достаточно обширной центральной или периферической части нервной системы немедленно следует сильное и по всему телу распространяющееся угнетение рефлексов.* Сущность этого явления они объясняют следующим образом: непомерно сильное механическое или химическое раздражение нервной системы приводит ее в такое состояние (утомления?), при котором она делается невосприимчивой к самым слабым раздражениям. По мнению Шиффа и его учеников, серое вещество, наконец, представляет собой путь, по которому угнетающее влияние распространяется по всей нервной системе.

Опровергнув этим путем теорию задерживающих центров в мозгу лягушки, Шифф совместно с учеником высказали несколько теоретических соображений об исследованиях д-ра Маткевича (Henle u. Pfeuffer Zeitschr., XXI B., 1864),

в которых затрагивался вопрос о влиянии некоторых ядов на задерживающие центры (не повторив, однако, его опытов). Естественно было объяснить полученные им результаты с его собственной точки зрения.

Наконец, ученик Шиффа поставил некоторые новые опыты, которые должны были полностью подтвердить теорию его учителя о влиянии широты распространения проводящих путей на силу рефлекторного акта.

Затем сделан был выпад против теории вагусного торможения, так же как и вообще против существования тормозящих влияний в теле.

Теперь я перехожу к повторению опытов, которые не были подтверждены моими противниками. Описание этих новых экспериментов покажет достаточно ясно, от каких именно обстоятельств зависело различие полученных нами результатов. Прежде всего я разъясняю, какие основания побудили меня снова прибегнуть к вызыванию рефлексов раздражением кислотой (по методу Тюрка) и раздражать разрезы центральной нервной системы только химическим путем.

Возражения моих противников против опытов с раздражением кислотой решительно не имеют значения: у обезглавленной лягушки можно опускать одну за другой лапы в слабый, но еще ощутимый на вкус раствор кислоты, и лягушка будет неизменно извлекать лапы по прошествии одного и того же промежутка времени; при этом нужно после каждого погружения в кислоту прополаскивать лапы в чистой воде. Но так как во всех наших опытах мы стремились обнаружить такие изменения, которые возникают вскоре после раздражения, то мы считали достаточным погружать лапы от 2 до 4 раз.

Другим основанием, по которому я не прибегал к механическому раздражению кожи, не говоря уже о непригодности этого способа для наблюдения слабых изменений отражательной способности, — служил для нас факт, установленный мной в прежних опытах, а именно: эффект раздражения опре-

деленных участков мозга получается совсем другой, когда для вызывания рефлекса мы вместо кислоты применяем чисто механические раздражения (например, щипание) *. Это указание можно найти в начале моей ранней статьи (l. с., стр. 4).

Позднее проф. Людвиг при повторении моих опытов обнаружил этот же факт и уведомил меня об этом. Наконец, в работе д-ра Маткевича приводится совершенно правильное наблюдение: у отравленной алкоголем лягушки рефлексы на механическое раздражение угасают раньше, чем рефлексы, вызванные действием кислоты. (Если бы Шифф и его ученик повторили этот опыт, то едва ли они пришли бы к столь своеобразному способу объяснения этого явления.) Совокупность этих фактов показывает, что рефлексы, вызываемые механически и химически, должны изучаться раздельно; это и мною принято во внимание для будущих опытов. Пока же, однако, речь пойдет о повторении прежних опытов и о результатах, полученных исключительно раздражением кислотой.

Что касается способов раздражения центральных нервных масс, то мои противники совершенно правы, утверждая, что химическое раздражение действует здесь значительно вернее, чем перерезки. При повторении своих опытов я также пользовался исключительно этим способом раздражения, но — в отличие от своих противников — я применял раздражения неодинаковой силы, в то время как они неизменно прикладывали кристаллы поваренной соли на разрезы нервной системы на определенное число минут. Нужно, кроме того, иметь в виду, что я раздражал мозг только в области *thalami optici*, так как угнетение рефлексов в этом случае обнаруживается наиболее отчетливо и в сильнейшей степени.

* Из сказанного не следует, конечно, заключать, что для механически вызываемых рефлексов никаких задерживаний в теле не существует: их всегда можно наблюдать, если очень сильно и продолжительно раздражать разрезы центральных нервных частей, если, следовательно, раздражение достигает более глубоких слоев нервной субстанции.

Переходя к описанию своего опыта, замечу, что я прежде всего намеревался проверить, соответствуют ли действительности данные моего оппонента о возникающем в результате раздражения спинного мозга с периферии угнетении рефлексов. Как мы увидим, ответ на этот вопрос позволит подойти к предмету с новой точки зрения.

Я пытался, как известно, решить этот вопрос следующим образом: сначала я определял рефлекторную способность спинного мозга лягушки, пользуясь раздражением кислотой и сосчитывая удары метронома; затем я раздражал кожу живота или спины лягушки сильно нагретой металлической пластинкой или сильным раствором кислоты; когда рефлексы, вызванные сильным раздражением кожи, становились более спокойными, я снова определял рефлекторную способность лягушки. При повторении опыта в этой форме я пришел к тем же результатам, что и прежде, т. е. и на этот раз я не наблюдал никакого угнетения рефлексов. Но мои противники применяли при подобных опытах значительно лучшую методику чем я *; они химически раздражали обнаженный ствол *n. ischiadici* или *n. tibialis* на одной стороне и определяли изменения рефлекторной способности на ноге противоположной стороны в то время, когда чувственное раздражение еще несомненно продолжалось. Именно из-за этих последних обстоятельств способы раздражения, примененные моими противниками, превосходили мои; результаты этих опытов также оказались достаточно постоянными.

1) *Когда для вызывания рефлекса на одной ноге погружают эту ногу в раствор кислоты с явственно кислым вкусом, то при одновременном химическом раздражении нервного ствола противоположной ноги никакого угнетения рефлексов не наблю-*

* Другие опыты, поставленные ими в этом направлении, либо имеют очень малое значение, либо никакого значения не имеют; к первым относятся опыты с отравлением стрихнином, при которых спинной мозг, как известно, очень истощается; к опытам второго рода относятся опыты с удалением *plexus ischiadicus*.

дается; наоборот; рефлекторная способность в начале раздражения скорее повышается, чем снижается. Явление это в общем виде имеет следующие особенности.

В обоих опытах, которые я привожу в качестве примера, спинной мозг перерезывался ниже *plexus brachialis* и деятельность головного мозга обрывалась.

Правая нога, до раздражения *

7—8
7

Раздражение едким кали обнаженного нерва слева

3—4
3—4
3—4
5—6
4—5 } в течение 3 мин.

Правая нога, до раздражения

5—6
5—6

Раздражение [едким] кали

3—4
7—8
7—8 } в течение 2 мин.

Новое раздражение

5—6
10
6—7

2) *Напротив, если употребляемая для вызывания рефлексов кислота столь слаба, что едва может быть ощутима на язык, то сильное раздражение* нервного ствола противоположной ноги всегда влечет за собой угнетение рефлексов; однако и здесь нередко в начале раздражения *удается наблюдать быстро проходящее усиление рефлексов.* В качестве примера

* Цифры обозначают сотые доли минуты (исчисляемые ударами метронома), протекшие с момента погружения лапы в кислоту до момента появления рефлекторного движения.

я привожу два опыта, при которых угнетение рефлексов было сильнее всего выражено. В обоих опытах употреблялась одна и та же кислота. Как и прежде, лягушка обезглавливалась ниже *plexus brachialis* и деятельность головного мозга обрывалась.

I

Правая нога, до раздражения

6—7
5
4
7

Кали (едкий) на *n. tibial.* слева

10
12
21
36
} 2 мин.

II

Правая нога, до раздражения

8
7
8
6
10
8—9
7

Щипание левой лапы пинцетом

11
16

Покой

9
7—8

Механическое раздражение лапы

16—17

Покой

19
20

Сильное механическое раздражение

26

Таким образом, Шифф и его ученик правы, когда они утверждают, что сильное возбуждение спинного мозга с периферии снижает рефлекторную деятельность последнего, и приведенное объяснение сущности этого угнетения рефлексов в данном случае наиболее естественно. Действительно, произведенные опыты очень отчетливо показывают, какова внутренняя

связь интенсивности рефлекторных явлений, возникающих при непосредственном раздражении поваренной солью нервного ствола одной ноги и одновременном раздражении кислотой кожи противоположной ноги, с одной стороны, и относительной силы обоих раздражений, с другой стороны.

Тем самым мои опыты по возбуждению задерживающих центров с периферии теряют, разумеется, свое значение. Мы можем лишь сказать, что возбуждение нервной системы с периферии при наличии продолговатого мозга сопровождается значительным ослаблением рефлекторной способности, так же как и в том случае, когда раздражается один только спинной мозг; это значит, что при наличии *med. oblongata* угнетение рефлексов попрежнему сохраняется для таких степеней кислотности, при которых в отсутствии этого органа угнетения уже не наблюдается.

В прежних опытах моя оплошность заключалась, во-первых, в том, что я употреблял раствор кислоты той же самой концентрации, какой я пользовался в экспериментах с раздражением головного мозга (т. е. слишком сильной); во-вторых, мой недосмотр заключался в том, что я изучал последствия чувствительного раздражения, а не его непосредственное воздействие.

После того как установлено угнетение рефлексов, возникающее в результате чувствительного раздражения, необходимо при раздражении поперечных разрезов центральных нервных масс всегда принимать во внимание тот факт, что нервные волокна после вхождения в центральные нервные массы возбуждаются обычными раздражениями, как известно, на определенном протяжении в глубину, и что такие нервные волокна могут быть обнаружены в разрезе, подвергающемся раздражению. Далее, необходимо искать способы, с помощью которых можно было бы различать случаи, когда угнетение рефлексов обусловлено чувствительным раздражением (т. е. возникает в результате действия соли на чувствительные нервные волокна), от случаев, когда угнетение обусловлено другими причинами.

Совершенно очевидно, что проводить такое различение абсолютно необходимо, так как в ряде случаев угнетение рефлексов должно быть определенно приписано не чувствительному раздражению, а другим причинам. К счастью, задачу эту легко разрешить, проведя разрез на том месте, которое связано с наиболее сильным угнетением рефлексов, а именно в области *thalami optici*. Так как от этой части головного мозга не берет начало ни один нерв, то следует в сущности рассматривать эту субстанцию как свободную от чувствительных нервных волокон; поэтому можно, без долгих раздумий, раздражать этот разрез. Но при этом есть опасность допущения ошибки, заключающейся в том, что одновременно с зрительными чертогами могут оказаться перерезанными и, стало быть, пораженными химическим раздражением *Rami ophthalmici trigemini*, а от этого, возможно, зависит и угнетение рефлексов. Во избежание ошибки необходимо лишь перед началом раздражения чертогов перерезать у самого их основания оба ствола тройничного нерва; этим путем удастся исключить их чувствительное возбуждение и получить отчетливый эффект возбуждения зрительных чертогов.

При подобных опытах я наблюдал столь же сильное угнетение рефлексов, какое получается без предварительной перерезки стволов тройничного нерва. Следующий опыт может служить примером этого:

Перерезка *thalami optici* и обоих стволов тройничного нерва.

Покой в течение $1/4$ часа.

Обе ноги в растворе кислоты

6—7

6—7

7—8

Поваренная соль приложена через 1,5 мин. { 9— 10
 >100

Результат ясен: угнетение рефлексов может возникать также независимо от воздействия соли на чувствительные нерв-

ные волокна; оно может быть обусловлено возбуждением нервной субстанции самой по себе.

В моих опытах с химическим раздражением поперечных разрезов спинного мозга, к описанию которых я сейчас перехожу, заключены дальнейшие доказательства в пользу вышеизложенного вывода. Но прежде всего я должен напомнить об опытах моих противников с химическим раздражением и о полученных ими результатах.

В качестве примера они привели только один опыт * (l. с., стр. 22), в котором спинной мозг перерезывался как раз под ромбовидной ямкой и подвергался химическому раздражению. Они, видимо, производили свои наблюдения на одних передних конечностях, поскольку в описании их опытов ничего о задних конечностях не сказано. Далее, они не приводят никаких цифровых данных относительно отражательной способности; следовательно, опыты их нельзя считать поставленными по методу Тюрка.

По поводу этих опытов я позволю себе сделать одно маленькое замечание: место раздражения спинного мозга лежит столь близко к месту, откуда берет свое начало *plexus brachialis*, что кристаллы поваренной соли, которые при этом опыте прикладываются в течение 5 мин., не только угнетают рефлексы передних конечностей, по могут их совершенно парализовать.

Вывод из этих, поставленных, повидимому, указанным способом экспериментов звучит у Шиффа и его ученика так: «во всех наших опытах механическое раздражение (почему механическое, если сами авторы приписывают химическому более сильное воздействие) или химическое раздражение спинного

* Два других опыта (l. с., стр. 23) не прямо затрагивают вопрос: первый должен доказать угнетающее влияние перерезки спинного мозга тем, что угнетение рефлексов, произведенное предварительно раздражением головного мозга, не тотчас исчезает после перерезки спинного мозга. Но это явление можно объяснить так: если спинномозговые центры приведены внешним влиянием в какое-нибудь состояние, то последнее остается в них на некоторое время в форме положительного следа. О значении второго опыта речь пойдет ниже.

мозга *тотчас под ромбовидной ямкой или даже на 1 мм ниже производят такое же сильное и соразмерное раздражению угнетение рефлексов, как и раздражение зрительных бугров».*

При повторении этого опыта я раздражал спинной мозг глубоко под ромбовидной ямкой тотчас под *intumescentia brachialis*. Это место я выбрал, во-первых, потому, что мои противники в своих опытах не склонны были проникать так глубоко (я стремился также дополнить картину угнетения рефлексов при раздражении спинного мозга), во-вторых, потому, что я надеялся установить первой серией своих опытов возможное влияние раздражения задних корешков на передние конечности. Однако в ходе этих опытов оказалось, что воздействие поваренной соли на задние корешки спинного мозга всегда проявляется в отражательном движении, так что это явление служит верным критерием для установления различий между случаем, когда раздражение попадало только на центральные нервные массы или одновременно задевало и задние корешки.

А. РАЗДРАЖЕНИЕ СПИННОГО МОЗГА ТОТЧАС ПОД РОМБОВИДНОЙ ЯМКОЙ

1) Слабое химическое раздражение спинного мозга (прикосновение к разрезу пинцетом, погруженным в раствор поваренной соли) и сильное раздражение (наложение кристалла поваренной соли на поперечный разрез) в сочетании с воздействием кислым раствором, отчетливо ощутимым на вкус, имеющее целью вызвать рефлексы ног, не влечет за собой никакого определенного угнетения рефлексов.

2) Если, напротив, раствор кислоты столь ослаблен, что едва ощутим на вкус, то сильное раздражение спинного мозга поваренной солью всегда вызывает угнетение рефлексов, которое, однако, несравненно слабее, чем соответствующее угнетение рефлексов при раздражении зрительных чертогов; кроме того, угнетение это развивается совершенно постепенно, в то время как при раздражении головного мозга, оно, напротив, развивается очень быстро. Угнетение рефлексов вследствие

раздражения спинного мозга может обнаруживаться независимо от воздействия соли на задние спинномозговые корешки, так как угнетение это возникает также в случаях, когда раздражение поперечного разреза не вызывает никаких отражательных движений. Но когда это последнее воздействие присоединяется к первому, то часто можно наблюдать крайне недолговременное повышение отражательной способности, тотчас сменяющееся все более усиливающимся угнетением, так как теперь оба момента действуют угнетающим образом. (Должен признаться, что мне все-таки удалось наблюдать повышение рефлексов без того, чтоб ему предшествовали отражательные движения.) Тем не менее угнетение рефлексов остается и в этом случае несравненно более слабым, чем соответствующее угнетение при раздражении головного мозга.

Из многих подобных опытов я привожу для примера лишь два опыта, при которых угнетение рефлексов было наиболее сильно выражено, а также третий опыт, при котором замечено было мимолетное повышение отражательной способности. Во всех этих экспериментах раздражение вызывалось панесением кристаллов поваренной соли, которые на протяжении всего опыта оставались лежать на поперечном разрезе:

[1]			[2]			[3]		
До раздражения			До раздражения			До раздражения		
Левая нога	Правая нога		Левая нога	Правая нога		Левая нога	Правая нога	
4	5—6		5—6	5—6		6	8	
5	5—6		5—6	5—6		6	7	
После раздражения			После раздражения			После раздражения		
8	8	1 мин. спустя	10	12	1½ мин. спустя	5	4	тотчас
10	12		15	15	1½ мин. спустя	6	8	1 мин. спустя
18	20	2 мин. спустя	11	20	3 мин. спустя	7	8	1 мин. спустя
23	27	3 мин. спустя	26	27	5 мин. спустя	14	10—11	2 мин. спустя

Нужно только сравнить приведенные числа с теми, которые обычно получаются при раздражении *thalami optici*, чтобы увидеть *колоссальную разницу* между обоими эффектами; кроме того, надо не оставлять при этом без внимания тот факт, что раствор кислоты при раздражении головного мозга может быть в два раза сильнее, чем употребляемый при описанном опыте на спинном мозгу.

Во всяком случае противники мои правы, утверждая, что при раздражении разрезов спинного мозга под ромбовидной ямкой рефлексы угнетаются. Но противники мои впадают в ошибку, утверждая, что при этом угнетение рефлексов так же сильно, как и при раздражении головного мозга: *во всех без исключения моих опытах угнетение это было очень слабым.*

B. РАЗДРАЖЕНИЕ СПИННОГО МОЗГА ТОТЧАС ПОД INTUMESCENTIA BRACHIALIS

Сильное химическое раздражение поперечного разреза спинного мозга в этом месте — в случае, если остаются нетронутыми чувствительные корешки (если также раздражение не влечет за собой никаких отражательных движений), — производит столь слабое угнетение рефлексов, что его только с трудом удается обнаружить. Средством для этого служит дальнейшее ослабление раствора кислоты по сравнению с употреблявшимся в предшествующих опытах. Однако при постепенном ослаблении раствора надо соблюдать осторожность, потому что в конце концов числа, выражающие состояние отражательной способности, также начинают слишком колебаться — при отсутствии внешних влияний на спинной мозг.

Необходимо еще заметить, что кристаллы поваренной соли не следует оставлять на поперечных разрезах спинного мозга дольше чем на 3—5 мин., так как место раздражения лежит слишком близко к вовлекаемым в деятельность отражательным центрам.

Привожу для примера некоторые опыты. В первом опыте мы наблюдаем непосредственно возникающее после раздраже-

ния и без предшествующих отражательных движений усиление рефлексов, вслед за которым наблюдается слабое угнетение; второй опыт демонстрирует угнетение рефлексов вследствие воздействия соли на чувствительные корешки; наконец, назначение двух последних опытов — показать недопустимость использования слишком слабых растворов кислоты; в обоих этих опытах употреблялась одна и та же кислота; в третьем опыте спинной мозг раздражался химически, в четвертом —нет.

1

Левая нога	Правая нога	
До раздражения		
10—11	6—7	
9	7	
После раздражения		
3—4	5—6	5 мин. спустя
5—6	5—6	
10	9	
10	15	
10	11	
9	13	
10	11—12	

2

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
5—6	7—8
3—4	5—6
После раздражения	
2—3	5—6
4—5	7
7	8
Животное делает отражательное движение	
10	9
10	10

3

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
16—17	14—15
Животное само делает движение	
47	14
21	50
20	43
21	26
29	18
После раздражения	
>50	>50
31	>50

4

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
1	>37
19	>40
>50	>50
>100	>100
Кислота усилена	
21	28
29	23
Раздражение	
28	32
55	33

Действительно, центральные нервные массы обладают способностью непосредственно возбуждаться под влиянием химического раздражения; при этом отражательные явления, зависимые от этих частей (мозга), в большей или меньшей степени ослабляются. Это воздействие сильнее всего выражено, когда раздражается субстанция зрительного бугра; оно оказывается значительно более слабым, когда раздражается спинной мозг на верхней его границе; наконец, никаких явлений почти не удается наблюдать, когда возбуждаются глубинные части этого последнего органа. Если принять в соображение, что зрительные бугры представляют собой самое верхнее и наиболее действенное звено в той цепи, раздражение которой влечет за собой угнетение рефлексов (раздражение полушарий не производит никакого угнетающего влияния на рефлексы), то невольно напрашивается мысль, что действие этой цепи можно сравнить с действием двигательного нерва: эффект раздражения тем интенсивнее, чем отдаленнее от мышцы падающее на нерв раздражение.

Однако для того, чтобы эта аналогия имела смысл, нужно прежде всего доказать, что звенья этой цепи, лежащие на различном уровне, повсюду одинаковы, что угнетение рефлексов повсеместно обусловлено раздражением нервных образований одного и того же рода.

Предположение моих противников, что таким образованием является серое вещество нервной ткани, проводящее угнетающее влияние возбуждения, основано лишь на том, что это влияние распространяется по всей цереброспинальной нервной системе. Так как такое предположение не лишено вероятия, то я хотел бы рассмотреть его внимательнее. Разумеется, нужно иметь в виду не любое угнетающее действие чувствующего возбуждения, а лишь то, которое является результатом непосредственного химического раздражения центральных нервных масс. Распространение влияния первого рода представляет в действительности все особенности проводящих процессов в пределах серого вещества нервной

ткани; оно распространяется, как мы видели, во все стороны.

Теперь наша задача заключается в том, чтобы дать ответ на вопрос, распространяется ли также во все стороны угнетение рефлексов, обусловленное непосредственным раздражением центральных нервных масс. На поперечных разрезах спинного мозга решить этот вопрос трудно, потому что при этом нельзя избежать раздражения чувствительных корешков; на поперечном разрезе зрительного бугра это усложняющее картину влияние устранить можно; для этого надо лишь перерезать оба тройничных нерва. Описание следующих опытов покажет, однако, что и в этой операции нет необходимости.

Опыты имеют следующий вид: животному я целиком перерезал *thalamus opticus* и наполовину перерезал спинной мозг (во всех опытах — справа) — либо у выхода *plexus brachialis*, либо на 2 мм глубже. Далее я определял силу рефлексов на обеих задних конечностях, затем сильно раздражал поперечный разрез зрительных бугров кристаллами поваренной соли и вторично измерял отражательную способность ног. Всего мною было поставлено 28 таких опытов. В шести случаях никаких следов угнетения рефлексов на гиперестезированной стороне животного (т. е. на стороне разреза спинного мозга) не наблюдалось, в 14 случаях оно было очень слабо выражено, наконец, в остальных 8 случаях угнетение на обеих сторонах было очень сильным, но в этих случаях гиперестезированная сторона всегда была более чувствительной, чем сторона противоположная.

Я привожу для примера по три опыта из каждой категории случаев:

Первая категория

До раздражения		До раздражения		До раздражения	
Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога
11	7	10	7—8	10	6

После раздражения		После раздражения		После раздражения	
28	7	> 60	4	> 60	8
> 60	7	> 60	3		
Соль удалена.	Покой	Покой		Соль удалена.	Покой
18	10	24	4	> 60	7
Раздражение		Раздражение			
> 60	8	> 60	7		

Вторая категория

До раздражения		До раздражения		До раздражения	
> 20	3	9	6	7	4
После раздражения		После раздражения		После раздражения	
> 60	11	> 60	14	> 60	8
> 60	13	> 60	20	> 100	5
			15		

Третья категория

До раздражения		До раздражения		До раздражения	
20	12	11	7	13	8
31	17	8	7		
После раздражения		После раздражения		После раздражения	
> 60	31	32?	34		8
> 60	> 60				
		Покой. Новое раздражение		Конвульсии.	Покой
		93	43	> 60	35
				> 60	> 60
				Кислота усилена	
				> 80	16

Далее следует ряд опытов, в которых перерезалась только задняя четверть (опять справа), а также задние столбы и часть боковых столбов спинного мозга. При этом угнетение от действия кислоты было одинаково сильным на обеих сторонах, несмотря на то, что и теперь гиперестезированная конечность также сохраняла бо́льшую чувствительность по отношению к более сильным растворам кислоты. Нужно, кроме того, заме-

тить, что при этом односторонняя гиперестезия перед раздражением была столь же сильной (поскольку это может быть выражено числом ударов метронома), как и при перерезке всей половины спинного мозга.

Примеры

До раздражения		До раздражения		До раздражения	
Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога
15	9	7	3—4	4	4
14	5				
После раздражения		Раздражение		После раздражения	
>60	>60	>60	>30		4
		>60	>60		4
Покой					11
>50	>50				>60
Кислота усилена		Кислота значительно усилена		Кислота усилена	
>40	14	4—5	4	16	8

Наконец, я произвел опыты, в которых перерезывал только переднюю часть спинного мозга (справа), а также передние и часть задних столбов. При этом были получены такие же результаты, как и при полной перерезке половины спинного мозга (в трех опытах из девяти не наблюдалось никаких следов угнетения рефлексов). Однако односторонняя гиперестезия до раздражения была теперь слабее выражена, чем в обоих описанных случаях перерезки спинного мозга.

Примеры

До раздражения		До раздражения		До раздражения	
Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога
5—6	3—4	3—4	3—4	9—10	5

После раздражения		После раздражения		После раздражения	
>60	4	9	5	>60	9
>60	4	12	5		>30
		>60	6—7		
Соль удалена. Покой		>60	5—6	Конвульсии	
		>60	6—7	Соль удалена. Покой	
>80	9			>60	10
>100	6				
Новое раздражение				Новое раздражение	
5—6					12
5					23
6—7					23
					23

Согласованность результатов 1-го и 3-го ряда в приведенных опытах, с одной стороны, и отличие их от результатов 2-го ряда, с другой, наглядно показывают, что пути распространения угнетающего влияния при раздражении зрительных чертогов лежат преимущественно в передних частях спинного мозга, следовательно, *ни в каком случае не могут быть представлены серым веществом этого органа*, так как вещество это довольно равномерно распределено между передними и задними частями поперечных разрезов спинного мозга. Результаты опытов были бы еще яснее, если бы раздражение зрительных чертогов не было осложнено одновременным возбуждением ветвей тройничного нерва. Именно этому последнему обстоятельству и должно быть приписано сильное угнетение рефлексов (в результате перерезки всей половины или только передней четверти спинного мозга) и на гиперестезированной стороне. В пользу такого значения факта говорят следующие обстоятельства: 1) сильное угнетение рефлексов на гиперестезированной стороне никогда не возникает в первые мгновения после раздражения зрительных чертогов, когда лягушка еще пребывает в состоянии покоя (хотя к этому времени угнетение на другой стороне уже полностью разви-

вается); 2) угнетение это, напротив, всегда имеет место, когда животное во время раздражения обнаруживает явственные признаки боли; 3) наконец, противниками моими описан опыт (l. c., стр. 34), в правильности которого у меня нет оснований сомневаться, показавший, что одностороннее раздражение тройничного нерва вызывало сильное угнетение рефлексов.

Таким образом, если смотреть на случаи сильного угнетения рефлексов на гиперестезированной стороне, представленные в 1-м и 3-м ряду, как на несущественные побочные явления, то можно не придавать им никакого значения; и тогда все опыты согласно и наглядно показывают, что пути, по которым распространяется угнетающее влияние раздражения зрительных чертогов, *лежат в передних частях спинного мозга, а не в сером его веществе. Следовательно, эти пути могут быть представлены только белым веществом передних столбов спинного мозга.*

Тем самым выясняется специфическая природа органа, действующего угнетающим образом на рефлексы спинного мозга.

Можно даже полагать, что слабое угнетение рефлексов, возникающее в результате раздражения спинного мозга тóтчас под ромбовидной ямкой, поскольку оно не зависит от чувствительного раздражения, имеет своей причиной возбуждение тех нервных волокон, которые связывают образования головного мозга, задерживающие рефлексы, с отражательными центрами спинного мозга. Принятию этого предположения мешают следующие факты: трудно объяснить, почему задерживающие образования в зрительных чертогах так легко должны поддаваться химическому раздражению, в то время как их отростки, заложенные в передних столбах спинного мозга, напротив, мало доступны этому раздражению. Кроме того, раздражение зрительных чертогов спинного мозга сопровождается различными побочными явлениями. Так, при раздражении *thalami optici* совершенно не страдает общая по-

движность животного (по крайней мере в первые мгновения после раздражения); напротив, раздражение спинного мозга связано с явственным, — правда, мимолетным, — ослаблением мышечного движения, а именно: можно тянуть животное за ноги, и оно совершенно не сопротивляется этому *. Впрочем, последнее отличие несущественно и вообще может быть легко объяснено тем, что зрительные чертоги и спинной мозг различаются друг от друга заключенными в них органами.

Таким образом, в зрительных чертогах лягушки существуют специфические образования, возбуждение которых задерживает рефлексы спинного мозга, и это задерживающее влияние распространяется через белое вещество передних столбов спинного мозга.

Что касается вопроса о том, представляет ли собой задерживающее влияние раздражения зрительных чертогов результат возбуждения задерживающих механизмов или перевозбуждения, то я могу заметить по этому поводу следующее: при химическом раздражении разрезов спинного мозга часто удается наблюдать усиление отражательной деятельности этого органа, в то время как *на сотнях опытов* с раздражением зрительных чертогов *мне ни разу не доводилось наблюдать подобное явление*. Ближайший эффект каждого раздражения зрительных чертогов (даже самого слабого) — угнетение отражательной способности; стало быть, *последняя должна рассматриваться как следствие возбуждения задерживающих механизмов*.

---

* Такое ослабление подвижности, давно известное под названием прострации, выражено несравненно сильнее при перерезке спинного мозга, чем при химическом раздражении его поперечных разрезов, — возможно по той причине, что механическое раздражение в большей степени, чем химическое, обусловливает более значительное вытягивание нервной субстанции книзу. Кроме того, при перерезках не полностью исключено направление чувствительного возбуждения кверху (по направлению к головному мозгу). Когда же страдает подвижность членов, то нет ничего удивительного в том, что рефлексы не обнаруживаются.

После того, как этим путем снова было доказано существование задерживающих образований в головном мозгу лягушки, приобретают свое прежнее значение основные результаты исследований Маткевича, поскольку они были получены прямым раздражением. Действительно, главные результаты его опытов заключаются в том, что при раздражении зрительных чертогов ядом стрихнина с поваренной солью рефлексы угнетаются, а при отравлении опиумом угнетения не наблюдается *, хотя в первом случае рефлекторные судороги возникают чаще, чем в последнем.

---

* Меня удивило, что мои противники упустили из виду этот последний факт, т. е. отсутствие действия химического раздражения зрительных чертогов при отравлении опиумом, — тем более, что противники мои должны были знать, насколько постоянен эффект этого раздражения у нормальных животных.

НОВЫЕ ОПЫТЫ НАД ГОЛОВНЫМ И СПИННЫМ МОЗГОМ ЛЯГУШКИ [15]

ПРЕДИСЛОВИЕ

Работа г. Герцена, произведенная в лаборатории г. Шиффа и под его руководством, «Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe» (Turin, 1864), побудила меня предпринять ряд систематических опытов с раздражением спинного и головного мозга лягушки под самыми разнообразными условиями. Поэтому в ряду опытов встретились случаи, где, перед раздражением центральных нервных масс, их нужно было перерезывать вдоль или поперек самым разнообразным образом. Такие опыты, конечно, предполагали полное знакомство с состоянием оперированного животного относительно его подвижности, раздражительности кожи и отражательной способности. Для этого же нужны были новые опыты, и таким образом произошло, что при этой работе я встретился с фактами, которые хотя и не имеют прямого отношения к главному вопросу о задерживательных влияниях головного мозга и представляют часто лишь физиолого-топографическое значение, но тем не менее не лишены интереса. Результаты этих опытов будут помещены в I отделе предлагаемой работы; II будет заниматься исключительно вопросом о задерживательном влиянии головного мозга на рефлексы; наконец, III будет посвящен исследованию истинных причин усиления отражательной деятельности после обезглавления животного.

Почти при всех опытах этой работы помогал мне мой ученик студент г. Пашутин; ему одному принадлежат, кроме того,

мысль и опыты электрического раздражения нервных центров в новой форме. Этим и объясняется, что это исследование является под нашим общим именем.

И. СЕЧЕНОВ

I

А. ЭФФЕКТЫ ПОПЕРЕЧНЫХ РАЗРЕЗОВ СПИННОГО МОЗГА

Относительно движений животного

§ 1. Всем известно, что в произвольных движениях лягушки не происходит значительных изменений вследствие половинных поперечных разрезов спинного мозга. К этому факту мы можем прибавить только следующее: произвольные движения в задней ноге, соответствующей разрезу, страдают тем сильнее, чем дальше кзади сделан разрез спинного мозга. Если последний перешел границу между 4-м и 5-м позвонком (считая спереди), то бывают даже случаи, где произвольные движения конечности уничтожены вполне, хотя ее кожа сохраняет чувствительность и рефлексы в ней еще возможны.

Эти опыты доказывают, очевидно, что для означенного места спинного мозга поперечные пути, проводящие произвольно-двигательные и чувствующие возбуждения из одной половины спинного мозга в другую, *не могут быть совершенно тождественны.*

Для других мест спинного мозга можно убедиться в этом следующим простым образом: нескольким лягушкам перерезывают спинной мозг с каждой стороны наполовину, но на двух различных высотах. Верхние разрезы в сравниваемых между собою случаях должны быть сделаны на одинаковой высоте, нижние же, наоборот, — лежать на различных расстояниях от передних. Этим путем получается ряд животных, в которых спинной мозг может проводить как произвольно-

двигательные возбуждения спереди назад, так и чувствующие сзади наперед только посредством поперечных путей, соединяющих обе половины органа. Если бы пути для обоих родов возбуждения были одни и те же, то и проведение последних должно было бы уничтожаться при одинаковых условиях и наоборот. Опыты же показывают, что этого не бывает никогда: для сохранения произвольных движений в задних конечностях лягушки нужны бóльшие промежутки между разрезами, чем для сохранения чувствующей проводимости.

Как ни просты кажутся эти опыты на взгляд, но и они представляют некоторые трудности для наблюдателя, если не принять следующих предосторожностей. Положим, хотят исследовать на лягушке, оперированной таким образом, проведение спинным мозгом произвольно-двигательных возбуждений к нижним конечностям; — для этого никак не следует класть лягушку на стол или на какую-нибудь другую твердую подставку в естественном положении, т. е. спиной кверху, — рефлексы в ее задних конечностях вследствие операции значительно усилены, и почти всегда случается, что вместе с произвольными движениями передних частей тела начинают рефлекторно двигаться и задние ноги животного. Поэтому лягушку следует класть или на спину (чтобы ограничить движение верхней половины тела), или держать животное в руке с свободно висящими задними ногами. Последним образом держат лягушку и при опытах с чувствующей проводимостью. Если при щипании лапы она [лягушка] закрывает глаза или двигает головой, то это явный признак, что чувственная проводимость сохранилась.

Нужно заметить, что и при этих опытах произвольные движения страдают сильнее на той стороне, где разрез лежит дальше кзади.

Относительно сознательной чувствительности кожи

§ 2. Здесь обращено внимание только на качественную сторону явления, т. е. на те условия, при которых сохраняется

сознательная чувствительность кожи, и на те, при которых она исчезает. Что же касается до количественных колебаний ее, то о них будет речь в § 4 вместе с изменениями отражательной способности под влиянием поперечных разрезов спинного мозга.

Выше уже было замечено, что при половинной перерезке этого органа в пространстве, соответствующем 5-му позвонку (считая спереди), можно часто наблюдать чувствительность кожи в соответствующей конечности, при совершенном уничтожении в ней произвольных движений. Если спускаться с половинными поперечными разрезами спинного мозга ниже, до границы между 5-м и 6-м позвонком, то можно видеть, что нога, соответствующая стороне разреза, сохраняет уже только одну чувствительность кожи: при щипании последней, мышцы этой конечности остаются в покое, но в задней ноге противоположной стороны и в передних конечностях животного обнаруживаются движения. Одному из нас удался при этих условиях следующий опыт: лягушке была разрезана одна из половин спинного мозга, начиная от конца 4-го желудочка до нижней границы 5-го позвонка, целым рядом поперечных разрезов, на близких расстояниях друг от друга; этим, с одной стороны, уничтожались произвольные движения и отражательная способность соответствующей задней конечности, с другой — делалось невозможным продольное проведение чувствующих впечатлений через перерезанную половину спинного мозга. Если на неподвижной конечности сохранялась тогда чувствительность кожи, то раздражение последней кислотою вызывало постоянно целый ряд целесообразных движений в здоровой половине тела: лягушка вытирала здоровой передней лапой то место здоровой задней конечности, которое соответствует месту раздражения неподвижной ноги. (Например, при раздражении кожи в области левой коленной впадины, лягушка трет правой передней лапой кожу правой коленной ямки и т. д.) Вместе с тем общее состояние животного явным образом указывает, что оно чувствует боль от этого раздражения.

Что касается относительного положения поперечных чувствующих путей в спинном мозгу для различных отделов кожи задних конечностей лягушки, то мы можем сказать только следующее: если спинной мозг перерезан так низко, что кожа голени обнаруживает еще чувствительность, то кожа на бедре будет положительно чувствительна, а в лапе она может быть уничтожена. При разрезах еще более кзади чувствительность кожи остается только на бедре (эти случаи попадаются всего чаще), а при дальнейших она исчезает на всей конечности. Нам, правда, ни разу не случалось наблюдать, чтобы при исчезании отражательной способности в лапе сохранялась чувствительность ее кожи. Однако легко убедиться, что при постепенном движении разрезов спинного мозга кзади, отражательная способность и чувствительность исчезают раньше всего здесь, а на бедре, наоборот, сохраняются всего дольше.

Из этого явным образом следует, что

1) чувствующие пути для различных отделов задних конечностей лягушки, идущие поперечно из одной половины спинного мозга в другую, лежат ниже, чем отрицательные аппараты для тех же мест кожи; и что

2) эти пути в спинном мозгу лежат в обратном положении относительно снабжаемых ими мест кожи, т. е. пути для кожи бедра лежат всего больше кзади, а для кожи лапы всего больше кпереди.

Относительно отражательной способности животного

§ 3. Если при последней форме опытов обезглавить лягушку, то при последовательном движении половинных перерезов спинного мозга кзади, можно очень ясно видеть изменения, обусловливаемые этим в отражательных явлениях соответствующей задней конечности. Пфлюгер нашел, что у лягушки рефлексы в задних лапах сохраняются до тех пор, пока разрезы спинного мозга не перешли за границу между 4-м и 5-м позвонком. Мы нашли, что этот предел лежит ниже

почти на половину длины 5-го позвонка; это бывает по крайней мере в тех случаях, когда перерезана только половина спинного мозга. Пока разрез не переходит нашу границу, отражательные движения на соответствующей ему задней конечности сохраняют свой главный характер: из любой точки кожи их легко вызвать как в отдельной группе мышц, так и во всех мышцах конечности*. Но как только разрез сделан ниже, рефлексы теряют этот характер. Кожа становится нечувствительной в особенности к механическим раздражениям; кроме того, спинной мозг тогда, повидимому, очень легко утомляется: из двух быстро следующих друг за другом раздражений кожи только первое сопровождается отраженным движением. Рефлексы исчезают раньше всего в лапе, потом в голени, наконец, в бедре. Особенно характерно здесь следующее: для данной точки кожи на конечности рефлексы сохраняются всего долее не в мышцах, лежащих под этой точкой, но в тех, которые лежат всего больше кпереди (in m. ileo-coccygeo отовсюду), так что сокращение m. ileo-coccygeo с кожи бедра есть последнее отражательное явление, которое можно наблюдать на конечности лягушки при постепенно отодвигающихся назад поперечных разрезах спинного мозга.

Из сказанного видно, конечно, что отражательные центры для различных отделов мышц задних конечностей лягушки лежат в том же относительном положении (только несколько дальше вперед), какое мы нашли для чувствующих путей соответственных отделов кожи. Если принять далее, что эти опыты допускают род разложения так легко обобщающихся рефлексов задней конечности на отдельные отражательные движения и что отрезок спинного мозга, через посредство которого происходит это обобщение, не имеет в вышину даже 1 мм, то едва ли можно воздержаться от предположения, что для задних конечностей лягушки (или, вернее, для кожи и мышц последних) существуют нервные центры двоякого

* Вернее, во всех сгибающих или разгибающих мышцах ноги.

рода: так сказать *простые отражательные* для каждого чувствующего и двигательного нервного волокна в отдельности и *собирательные отражательные* центры для групп первых. Это предположение не имеет в себе ничего неправдоподобного, так как в центральных нервных массах продолговатого мозга существует несомненно такое собирание. В самом деле здесь дыхательные центры должны быть рассматриваемы как собирательные относительно центров дыхательных мышц, которые лежат в спинном мозгу. Точно так же следует рассматривать те центры, которые при своем возбуждении в продолговатом мозгу вызывают в теле *всеобщие* судороги.

Впрочем, пространство спинного мозга, прикрытое 5-м позвонком (и в особенности его нижняя половина) у лягушки, заслуживает особенного внимания гистологов и совершенно независимо от этой гипотезы.

Количественные колебания чувствительности кожи и отражательной способности вследствие половинной перерезки спинного мозга

§ 4. Здесь нужно различать два случая: а) эффекты перерезки в присутствии головного мозга и б) те же явления на обезглавленном животном.

а) Этот случай, как известно, исследован Тюрком и Броун-Секаром. Первый из этих наблюдателей говорит только о гиперестезии в задней конечности, соответствующей стороне разреза; второй нашел вместе с нею понижение чувствительности кожи (против нормальной) на противоположной стороне животного. Верность последнего наблюдения признана всеми. Мы со своей стороны при повторении соответствующих опытов также всякий раз находили понижение чувствительности кожи на стороне тела, противоположной разрезу.

Таким образом, фактическая сторона вопроса о влиянии половинной перерезки спинного мозга на чувствительность кожи лягушки установлена верно. Но что касается до сущности

этих изменений, то до сих пор она осталась совершенно неизвестной. Следующий ряд опытов служит к решению этого вопроса.

Лягушке вскрывается позвоночник и спинной мозг делится пополам продольным разрезом, начиная от шейного утолщения вниз до конца. Эту операцию нужно делать маленьким остроконечным ножом, рядом заходящих друг за другом уколов. После нее дают животному некоторое время оправиться и потом измеряют отражательную способность обеих конечностей посредством кислоты и ударов метронома. Если теперь перерезать поперек одну из отделенных друг от друга половин спинного мозга (разрез следует делать на той половине, где рефлексы оказались слабее; через это опыт выходит резче), то обыкновенно* и тут получается Броун-Секаровское явление, т. е. появляется усиление рефлексов на стороне разреза и понижение их на противоположной.

Для примера приводим следующие опыты.

Опыт 1

После продольного разреза спинного мозга

Левая нога	Правая нога
5—6	14
	Перерезка правой половины
9	14
6—7	9
8	8—9
8—9	11

Опыт 2

После продольного разреза спинного мозга

Левая нога	Правая нога
7—8	11
7—8	10—11

* Исключения бывают только в том отношении, что иногда на стороне разреза замечается у животного вместо усиления рефлексов незначительное понижение их; ослабление же рефлексов на противоположной стороне — явление постоянное при этих опытах.

	Перерезка правой половины
9	7—8
11	9
13—14	9
14—15	9
19—20	9

Опыт 3

После продольного разреза спинного мозга

Левая нога	Правая нога
15	15
10	11
12	11
	Перерезка правой половины
23	10
27	6—7
100*	7—8
Левая половина перерезана в уровень правой	
35 (?)	10
17	11
19	11

Во всех этих примерах (как и вообще в целом ряду опытов) мы после опыта убедились анатомическим исследованием, что обе половины спинного мозга, действительно, были совершенно отделены друг от друга; следовательно, они могли сообщаться между собою только посредством верхних не тронутых частей спинного мозга или через головной мозг. Конечно, только этот путь и могло взять угнетающее влияние перерезки спинного мозга, чтобы с одной стороны этого органа перейти на другую. Дойдя до этой точки, мы уже имели в руках объяснение одной половины Броун-Секаровского явления. Один из нас, в самом деле, нашел уже раньше (Setschenow. Studien über die reflexhemm. Mechanism. d. Frosches. Berlin, 1863, § 4), что у лягушки сильное раздражение нервных центров с периферии всегда влечет за собой сильное угнетение рефлексов;

* В этом опыте ослабление рефлексов было исключительно сильное.

следовательно, можно было думать, что и в занимающем нас случае происходит то же самое. Именно, можно было предполагать, что ослабление отраженных движений в Броун-Секаровском явлении происходит путем рефлекса, т. е. что оно есть следствие чувственного раздражения спинного мозга.

Следующий опыт оправдал эти предположения. Лягушке был разделен спинной мозг продольным разрезом, как в предыдущих опытах, и одна половина перерезана, кроме того, поперечно (непосредственно над местом выхода задних корешков для задних конечностей); после этого центральный отрезок поперечно перерезанной половины спинного мозга был осторожно вынут из позвоночного канала и конец его отведен в сторону. Определив отражательную способность ноги противоположной стороны, мы положили кристаллы поваренной соли на поперечный разрез части спинного мозга, выведенной из позвоночного канала; при этом обнаружилось значительное ослабление рефлексов на другой ноге.

Приводим числа этого важного опыта.

Опыт 4

Спинной мозг разрезан вдоль; левая половина перерезана поперечно; центральный отрезок выведен из позвоночного канала

Левая нога	Правая нога
—	5—6
—	5—6
Раздражение поперечного разреза поваренной солью	
—	28
Соль удалена	
—	23
—	22
—	21
Продолговатый мозг отрезан	
—	14—15
—	16—17

Стало быть, ослабление отраженных движений в Броун-Секаровском явлении имеет действительно рефлекторный характер. Но так как оно продолжается долгое время после перерезки и, следовательно, никоим образом не может быть объяснено механическим влиянием разреза, то следует принять, что вообще обнажение поперечного разреза спинного мозга уже заключает в себе условия для происхождения постоянно действующего раздражения. В чем же может заключаться это последнее? Первое, что представляется уму в данном случае, заключается в прикосновении обнаженного поперечного разреза спинного мозга с кровью и атмосферным воздухом. Мы исследовали оба эти влияния и нашли, что воздух нисколько не действует раздражающим образом на эти поперечные разрезы, но что кровь, хотя и представляет для них раздражителя, но слишком слабого, чтобы объяснить им Броун-Секаровское явление во всей его полноте. Опыты, относящиеся сюда, будут помещены во II отделе этой статьи; здесь же мы ограничимся замечанием, что и вторая половина явления Броун-Секара, т. е. усиление рефлексов на стороне разреза, тоже должна быть объяснена раздражением спинного мозга и что и здесь, кроме крови, должен действовать еще другой неизвестный раздражитель.

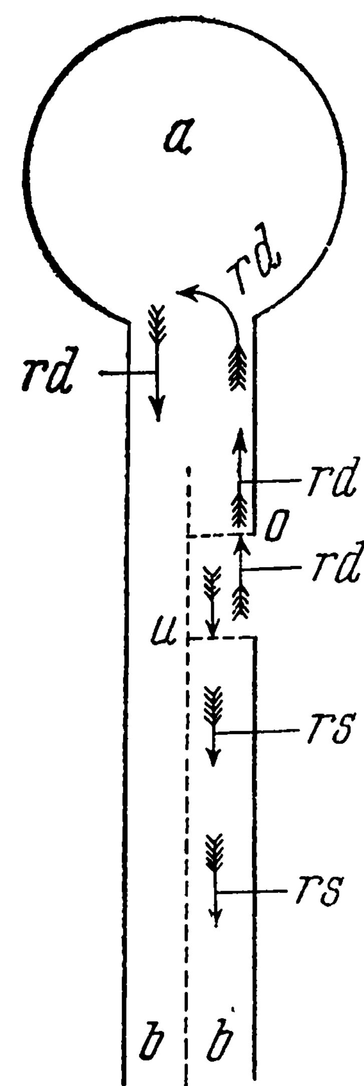


Рис. 1

В заключение позволяем себе привести схематический образ нашего объяснения Броун-Секаровского явления (рис. 1). Пусть *a* будет головной мозг; *bb* — разрезанный вдоль спинной мозг; *ou* — поперечный разрез последнего; стрелы *rd* показывают ход раздражения, вызывающего ослабление рефлексов; стрелы *rs* — ход раздражения, усиливающего рефлексы.

b) Количественные колебания отражательной способности вследствие половинной поперечной перерезки спинного мозга

на обезглавленном животном важны в том отношении, что ясно определяют роль, играемую головным мозгом в Броун-Секаровском явлении.

Мы приведем, во-первых, те опыты, где спинной мозг прежде поперечной перерезки был разделен пополам по длине и головной мозг удален не весь, а за исключением продолговатого мозга. Эти опыты имеют целью решить вопрос, играет ли продолговатый мозг главную роль в ослаблении рефлексов в Броун-Секаровском явлении или нет. Первое можно было предположить на основании прежних опытов одного из нас.

Опыт 5

Спинной мозг разрезан вдоль; головной мозг не тронут

Левая нога	Правая нога
22	28
15	17—18
10	15
	Правая половина перерезана
11	7—8
10	8
14—15	7—8
12	6—7
Головной мозг, за исключением продолговатого, отрезан	
16	7
13	7
13	7
Продолговатый мозг отрезан	
6	7
6—7	8
6—7	8— 9
5—6	9—10

Опыт 6

Этот опыт составляет продолжение 4-го
По отнятии продолговатого мозга

	Правая нога
	14—15
	16—17
Раздражение поперечного разреза поваренной солью	
	17—18
	17—18

5-й опыт отвечает на наш вопрос утвердительно. Вместе с тем рядом с опытом 6-м он показывает, что явление Броун-Секара на обезглавленном животном едва выражено. В пользу последнего говорит, кроме того, длинный ряд прямых опытов, сделанных над обезглавленными животными без предварительного продольного деления спинного мозга.

Опыт 7

После вскрытия спинного мозга и обезглавления животного

Левая нога	Правая нога
28—29	11—12
18—19	19—20
20—21	28—29
22—22	21—22
	Правая половина перерезана
32—33	28—29
21	24—25
21—22	25

Опыт 8

То же, что и в предыдущем

15—16	11
13	13
11—12	11—12
11—12	11

	Правая половина перерезана
13	11—12
12—13	11
13—14	10—11
13	9—10
13	9—10

Опыт 9

То же, что и в предыдущем

7—8	9—10
7—8	11
9	11—12
11—12	13
11	14—15
	Правая половина перерезана 5 мин. покоя
21	11—12
13—14	10—11
9	9
9—10	9—10
9	9—10
9—10	9—10

Опыт 10

То же

5—6	6
7	8
9	7
8	8
	Поперечный разрез Покой
9	6
9	6
8— 9	6
9—10	5—6
9	5—6

Стало быть, действительно верно, что Броун-Секаровское явление в своих обеих половинах выражено на обезглавленном

животном слабее, чем на лягушках с целым головным мозгом или с частями его. Но всякий раз как это явление получается на обезглавленной лягушке вследствие половинной перерезки спинного мозга, его тем не менее следует свести на высказанные нами прежде причины, именно, на раздражение поверхностей поперечного разреза спинного мозга. В пользу этого говорит, с одной стороны, опыт 6, где раздражение центрального отрезка спинного мозга на обезглавленном животном вызвало легкое ослабление рефлексов на противоположной стороне; во-вторых, направленные против нас и совершенно справедливые наблюдения г. Герцена (l. с., стр. 30 и 31), по которым сильное чувственное раздражение спинного мозга и на обезглавленной лягушке ведет за собой ослабление отраженных движений.

В заключение этого параграфа позволяем себе еще одно замечание. Шифф, как известно, объясняет одностороннее усиление рефлексов в Броун-Секаровском явлении (как и общее усиление рефлексов при обезглавлении лягушки) сужением путей для возбуждения, вследствие половинной перерезки спинного мозга. Этот способ объяснения, поставленный рядом с нашим, оказывается неудовлетворителен: 1) он объясняет только одну половину явления; 2) он противоречит всем тем случаям (и эти случаи не редки, в особенности на обезглавленной лягушке), где на стороне разреза вместо усиления отраженных движений замечается ослабление последних (во II отделе нашей статьи будет видно, наоборот, что эти случаи легко объясняются с нашей точки зрения). Наконец, 3) наше объяснение основано на положительных фактах, которых недостает взгляду Шиффа на Броун-Секаровское явление. Впрочем, против его гипотезы мы ниже приведем еще другие основания.

В. ЭФФЕКТЫ ПРОДОЛЬНОГО ДЕЛЕНИЯ СПИННОГО МОЗГА

Из двух относящихся сюда наблюдений одно принадлежит Броун-Секару, а другое Шиффу. Первый, как известно, нашел, что продольные разрезы через серые спайки влекут за собой

на обеих сторонах тела чувствительный паралич в тех отделах кожи, которых нервы выходят из пораненного места спинного мозга. Второй говорит, что вследствие продольного деления рефлексы (по крайней мере на одной стороне) усиливаются, и на основании этого видит в этой операции только частный случай сужения путей для возбуждения.

Если бы наблюдение Броун-Секара было верно и для лягушки, то следовало бы ожидать, что у этих животных разрез спинного мозга по всей его длине поведет за собой полную нечувствительность кожи на туловище и конечностях. Но этого положительно нет: мы часто разрезывали спинной мозг по всей его длине (начиная от конца 4-го желудочка) и не могли ни на туловище, ни на конечностях найти нечувствительной точки. Конечно, для этих наблюдений нужно брать только животных, на которых операция удалась, т. е. таких, которые после нее могут прыгать или по крайней мере ползать. Итак, мнение Броун-Секара, что чувствующие пути должны перекрещиваться в спинном мозгу, оказывается относительно лягушки положительно неверным.

Мы не могли также подтвердить и наблюдения Шиффа. Нам, наоборот, казалось при этих опытах, что вследствие операции отраженные движения скорее ослабевают, чем усиливаются. Впрочем, прежде чем судить о выводах Шиффа, необходимы и здесь опыты раздражения продольных разрезов спинного мозга. К сожалению, мы не имели еще времени сделать этих опытов.

II

ВОПРОС О МЕХАНИЗМАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ У ЛЯГУШКИ

§ 6. Относительно этого вопроса один из нас уже прежде нашел следующее:

а) Механическое, химическое или электрическое раздражение поперечных разрезов мозговых полушарий не имеет

определенного влияния на отражательную способность лягушки.

b) Раздражение же поперечных разрезов зрительных бугров и четверных возвышений угнетает рефлексы в значительной степени.

c) Задерживание рефлексов при раздражении продолговатого мозга очень слабо.

d) Наконец, при раздражении поперечных разрезов спинного мозга оно равно нулю.

После того как он в то же время доказал, что угнетение рефлексов, вызванное одним из названных путей, происходит не вследствие боли, причиняемой животному, неравенство отношений различных поперечных разрезов центральных нервных масс к одним и тем же возбуждающим влияниям заставило его принять в средних частях головного мозга существование специфических механизмов, которых деятельность состоит в задерживании рефлексов спинного мозга.

Он раздражал потом центральные нервные массы с периферии и нашел, что

e) и этот способ раздражения ведет за собой ослабление отраженных движений, если животному оставлен нетронутым продолговатый мозг или вместе с ним оставлены и четверные возвышения; но что, наоборот,

f) угнетения рефлексов на обезглавленной лягушке не происходит.

Этот ряд опытов давал повод думать, что задерживающие механизмы следует рассматривать как нервные центры, потому что они могут быть возбуждены путем рефлексов.

Других оснований для специфичности образований, найденных в головном мозгу лягушки, кроме их специфического положения, он привести в то время не мог.

Эти опыты были повторены впоследствии в лаборатории г. Шиффа, и под его руководством, его учеником г. Герценом. Этот наблюдатель во многих отношениях пришел к совершенно другим заключениям. Его результаты можно свести на сле-

дующее. Перечисленные выше факты под буквами *a*, *b* (над *c* не было сделано опытов) и *e* были в сущности подтверждены; факты под *d* и *f*, наоборот, найдены неверными. Г. Герцен нашел именно (l. c., стр. 24—37), что раздражение одного спинного мозга, как прямое, так и с периферии, сопровождается угнетением рефлексов, соразмерным силе раздражения. Через это для него уничтожается, конечно, всякое различие между отношением головного и спинного мозга к одинаковым возбуждениям, и г. Герцен принужден или принять распространение задерживающих центров по всей центральной нервной системе (не понимаем хорошенько, что он при этом хочет сказать своим «faubourgs des nerfs périphêriques», l. c., стр. 37), или вообще отвергнуть их существование как специфических образований. Он предпочитает последнее и формулирует свои выводы относительно явлений угнетения рефлексов следующим образом: *при раздражении любого периферического или центрального, но довольно значительного отдела нервной системы, всякий раз происходит сильное и распространенное по всему телу ослабление отраженных движений. Сущность же явления он объясняет так: очень сильное механическое или химическое раздражение нервной системы приводит последнюю в состояние* (утомления?), *при котором она делается нечувствительной к более слабым раздражениям.* Наконец, по мнению г. Герцена, серое вещество нервных масс представляет путь, по которому это угнетающее влияние распространяется по всей нервной системе.

§ 7. Прежде чем перейти к повторению тех опытов, которые были опровергнуты нашим противником, мы приведем основания, заставившие нас снова употреблять при них раздражение кожи кислотой для вызывания рефлексов (по мето́де Тюрка).

1) Доводы г. Герцена против этого способа не имеют значения; обезглавленной лягушке можно опускать лапы в слабый раствор кислоты более 10 раз сряду и лягушка будет вытаскивать их почти постоянно после одного и того же

промежутка времени *. Но так как во всех наших опытах мы имеем целью определить изменения, происходящие очень быстро вслед за раздражением, то для них достаточно в крайнем случае опускать лапы в кислоту от 2 до 4 раз.

2) При этих опытах мы большею частью будем иметь дело с очень слабыми колебаниями отражательной способности, и именно для этих случаев механическое раздражение кожи становится негодным, тогда как химическое продолжает еще давать хорошие результаты.

3) К механическому раздражению кожи неизбежно примешиваются осязательные моменты. В конце же II отдела будет показано, что явления угнетения рефлексов, вызванных кислотой, и осязательных [рефлексов] не идут рука об руку. (Это замечание было, впрочем, уже сделано в первой работе одного из нас о задерживании отраженных движений.) На этом основании опыты с механическим раздражением кожи будут поставлены в отдельный параграф.

Наконец, еще одно замечание. Во всех случаях, где мы при этих новых опытах хотели возбуждать так называемые задерживательные центры, мы раздражали в головном мозгу только поперечный разрез зрительных бугров, так как отсюда получается самое резкое и чистое угнетение отраженных движений. Далее, мы при этом употребляли только химическое и электрическое раздражение, потому что, как совершенно справедливо замечает Герцен, перерезки действуют не так верно.

Раздражение поперечных разрезов спинного мозга поваренной солью

§ 8. Ошибка одного из нас при прежних опытах со спинным мозгом состояла, во-первых, в том, что он в этом случае употреблял кислоту той же концентрации, которая служила ему

* Г. Герцен сам приводит опыты (например, XXXII, XXXV), где лапы лягушки опускались по 7 раз кряду в кислоту, и, однако, повидимому, доверяет этим опытам.

при опытах с раздражением головного мозга. Далее в том, что он не обращал никакого внимания на маленькие колебания отражательной способности при такого рода раздражениях спинного мозга. Наученные последствиями этой ошибки, мы в этот раз видоизменяли как крепость кислого раствора для вызывания рефлексов, так и силу раздражения спинного мозга самым разнообразным образом.

Прежде всего опишем опыты, при которых спинной мозг раздражался очень сильно (кристаллами поваренной соли), а кожа, наоборот, очень слабо (в кислоте, взятой для вызывания рефлексов, можно было едва ощущать языком кислый вкус). С точки зрения г. Герцена это сочетание самое выгодное для вызывания угнетения рефлексов. Место раздражения при этих опытах лежало или непосредственно под 4-м желудочком или под плечевым сплетением. Отраженные движения мерялись только на одних задних конечностях.

Между опытами, которые будут тотчас приведены как примеры, мы выбираем крайние случаи, т. е. опыты, в которых задерживание или усиление рефлексов было выражено всего резче. Обыкновенный же ход явления заключается в том, что угнетение рефлексов, встречающееся вообще значительно чаще усиления их, чрезвычайно редко достигает такой высоты как в опытах 11 и 12.

Опыт 11

Спинной мозг перерезан непосредственно под 4-м желудочком

До раздражения

Левая нога	Правая нога	
4	5—6	
5	5—6	
1 мин. после раздражения		
8	8	
10	12	2 мин. спустя
18	20	3 мин. спустя
23	27	3 мин. спустя

Опыт 12

Спинной мозг перерезан тотчас под 4-м желудочком

До раздражения

Левая нога	Правая нога
5—6	5—6
5—6	5—6

$^1/_2$ мин. после раздражения

10	12	
15	15	$1^1/_2$ мин. спустя
11	20	3 мин. спустя
26	27	5 мин. спустя

Опыт 13

Спинной мозг перерезан тотчас под 4-м желудочком

До раздражения

Левая нога	Правая нога
6	8
6	7

Немедленно после раздражения

5	4	
6	8	1 мин. спустя
7	8	1 мин. спустя
14	10—11	2 мин. спустя

Опыт 14

Перерезка спинного мозга под плечевым сплетением

До раздражения

Левая нога	Правая нога
10—11	6—7
9	7

Тотчас после раздражения

3—4	5—6	5 мин.
5—6	5—6	
10	9	
10	15	
10	11	
9	13	
10	11—12	

Опыт 15

Перерезка спинного мозга под плечевым сплетением

До раздражения

Левая нога	Правая нога
5—6	7—8
3—4	5—6

Тотчас после раздражения

2—3	5—6
4—5	7
7	8

Животное делает движение

10	9
10	10

Во всех этих опытах, как уже было сказано выше, кислота для раздражения кожи была очень слаба. Дальнейшее разжижение ее до полного исчезания кислого вкуса оказалось невозможным; именно при этом получаются чрезвычайно сильные колебания отражательной способности и без всякого раздражения спинного мозга. Для примера приведем два опыта; в обоих была употреблена одна и та же кислота; в 16-м опыте спинной мозг раздражался химически, в 17-м был оставлен в покое.

Опыт 16

До раздражения

Левая нога	Правая нога
16—17	14—15
Животное делает движение	
47	14
21	50
20	43
21	26
29	18
После раздражения	
>50	>50
31	>50

Опыт 17

Левая нога	Правая нога
7	> 37
19	> 40
> 50	> 50
>100	>100

Если обратить внимание на весь ряд приведенных нами примеров, то трудно понять, как мог Герцен придти к заключению, *что «химическое или механическое раздражение спинного мозга тотчас под 4-м желудочком, или даже на 1 мм ниже, производит такое же сильное и соразмерное раздражению угнетение рефлексов, как и раздражение зрительных бугров»* (l. с., стр. 44). Независимо от того, что эффекты раздражения спинного мозга непостоянны, не нужно забывать еще, что число 27 в опытах 11-м и 12-м представляет самую сильную степень угнетения, которая получается при раздражении спинного мозга вообще, при раздражении же зрительных бугров соответствующее число (при вдвое сильнейшем, по крайней мере, раздражении кожи!) всегда достигает более 150. Впрочем, Герцен высказал это положение, не приведя ни одного фактического доказательства в его пользу. Правда, он описы-

вает один опыт * (l. с., стр. 22), где спинной мозг был раздражен химически, но при этом не приведено никаких чисел для изменений отражательной способности, и автор ограничивается замечанием на словах, что угнетение рефлексов вследствие раздражения спинного мозга было очевидно.

Мы с своей стороны выводим из наших опытов пока следующие три заключения:

1) Угнетение рефлексов вследствие сильного химического раздражения спинномозгового разреза есть хотя частое, но далеко не постоянное явление (и всего менее при начале раздражения).

2) Оно несравненно слабее, чем соответствующее угнетение рефлексов при раздражении зрительных чертогов.

3) Кроме того, угнетение это развивается, повидимому, совершенно постепенно, и поэтому оно при прочих равных условиях выражено тем сильнее, чем долее продолжается раздражение.

Если принять далее в соображение, что при раздражении спинного мозга усиление рефлексов замечается вообще тем легче, чем скорее измеряются последние после раздражения, то невольно является мысль, что усиление рефлексов составляет, может быть, обыкновенное явление в начале раздражения и что его часто не замечают только потому, что с усилением раздражения оно становится все более и более летучим.

Из этой мысли вытек новый ряд опытов, в которых, с одной стороны, поперечные разрезы спинного мозга раздражались

* Второй опыт (l. с., стр. 23), который должен доказывать то же самое, не прямой; именно он доказывает угнетающее влияние перерезки спинного мозга тем, что угнетение рефлексов, произведенное предварительно раздражением головного мозга, не тотчас исчезает после перерезки спинного. Но это явление можно объяснить так: если спинномозговые центры приведены внешним влиянием в какое-нибудь состояние, то последнее остается в них на некоторое время в форме следа. 3-й опыт, наконец, где спинной мозг был раздавлен пинцетом, уже по одной грубости очень мало доказывает.

как можно слабее, с другой — рефлексы мерялись по возможности скоро после раздражения.

Раздражение поперечных разрезов спинного мозга кровью

§ 9. Исследование сущности Броун-Секаровского явления привело нас, как мы уже сказали, к мысли, что, может быть, кровь представляет раздражителя для обнаженных разрезов спинного мозга. Эта мысль послужила к открытию одного из слабейших химических раздражителей для центральных нервных масс.

Форма, в которой кровь была приложена к нашему настоящему случаю, очень проста. Лягушка предварительно обескровливается вырезыванием сердца и оставляется в покое 5—10 мин., чтобы поперечные разрезы спинного мозга могли быть впоследствии по возможности свободны от крови (ждать более долгое время было бы невыгодно, потому что у обескровленной лягушки раздражительность нервных центров быстро падает); потом перерезывается спинной мозг и после короткого отдыха измеряется отражательная способность нижних конечностей животного посредством *слабого раствора кислоты*. Наконец, поперечный разрез спинного мозга смачивается дефибринированной лягушечьей кровью и сила рефлексов измеряется вновь как можно скорее после раздражения.

Единственная трудность при этих опытах есть определение силы рефлексов до раздражения, потому что это определение должно быть очень точно, так как колебания отражательной способности, вызванные кровью, вообще незначительны. Цель достигается проще всего, если приготовить явственно кислый (для большинства случаев крепкий) раствор и сначала раздражать кожу им раз или два. После этого кислый раствор разводится водою и в него снова опускаются лапы лягушки. Если при этом число ударов метронома остается то же, что и при первом опускании, то кислоту снова разжижают водою, пока число ударов не увеличится. На этой степени концентрации можно уже остановиться, потому что она обыкновенно

не дает чисел предшествующей пробы, даже при повторенном раздражении таким раствором кожи. Чтобы убедиться окончательно, можно, впрочем, употребить и эту последнюю пробу: если при этом числа, выражающие отражательную способность, остаются приблизительно равными (колебания их не должны превосходить продолжительности одного удара), или если они идут в восходящем порядке, то это значит, что раствор хорош, в противном случае нужно новое разжижение кислоты. Всякий, впрочем, знает, что в таких мелочах всего важнее навык.

Мы приводим теперь ряд таких опытов. Они распределены на три категории. В 1-й собраны случаи, представляющиеся всего чаще; ко 2-й принадлежат опыты, где колебания отражательной способности выражены всего сильнее; наконец, в 3-й собраны все те опыты, где мы не нашли никакого изменения в отражательной способности.

Первая категория

Опыт 18	Опыт 19	Опыт 20
До раздражения	До раздражения	До раздражения
9—10*	10—11	7—8
9	10—11	6—7
Раздражение кровью	Кровь	6—7
7—8	8—9	Кровь
8	11—12	5—6
9	12—13	6—7
Новый разрез. Покой		7
8—9		
9—10		
Кровь		
9		
11		
11		

* Так как в этих опытах рефлексы должны были быть измеряемы как можно скорее после раздражения, то их можно было определять только на одной из задних конечностей.

Опыт 21	Опыт 22	Опыт 23
До раздражения	До раздражения	До раздражения
7—8	7	7
9—10	7—8	9
9—10	9	9—10
Кровь	Кровь	9—10
8—9	8—9	Кровь
11—12	9	8—9
13	9	11—12
	9—10	
	12	

Вторая категория

Опыт 24	Опыт 25	Опыт 26	Опыт 27
До раздражения	До раздражения	До раздражения	До раздражения
7—8	11	11—12	9—10
10—11	9—10	11—12	9—10
Кровь	9	Кровь	Кровь
7—8	9—10	7—8	7—8
10—11	9	10—11	8
9—10	Кровь	7—8	11
	7—8	10—11	11
	7—8	9—10	11
	9—10		17
	9—10		

Опыт 28	Опыт 29	Опыт 30
До раздражения	До раздражения	До раздражения
15—16	7—8	14
16—17	7—8	14—15
Кровь	Кровь	Кровь
14	5—6	11—12
11—12	7	9—10
		15
	7—8	Покой

Новый разрез	Новый разрез	Другая нога
> 20	17	7—8
> 30	Кровь	8—9
Кровь	15	Кровь
23—24	15—16	6—7
19	Новый разрез	7—8
23	> 27	Кровь
Покой	23	7—8
13	19—20	9—10
Кровь	17	Новый разрез
16	17—18	12
17	17—18	13—14
Кровь удалена	Кровь	Кровь
Покой	15	10—11
19		15—16
Кровь		18
23		21

Третья категория

Опыт 31	Опыт 32	Опыт 33
До раздражения	До раздражения	До раздражения
7—8	9—10	7
7—8	5—6	12
7	6—7	Кровь
Кровь	7—8	12—13
7—8	Кровь	15
9	7—8	
13	9—10	

Здесь мы принуждены оставить на время развитие нашей главной задачи в стороне, чтобы заняться решением вопросов, возбужденных непосредственно только что приведенными опытами. Этих вопросов два*: 1) следует ли принять, что кровь

* Собственно говоря их много, но об остальных будет речь впоследствии, так как они непосредственно касаются вопроса о задерживательных механизмах.

влияет на спинномозговые разрезы действительно раздражающим образом; 2) принадлежит ли это влияние между всеми животными жидкостями одной крови и каким именно составным частям последней.

§ 10. Что касается до первого из этих двух вопросов, то он решается уже самим ходом явления при раздражении спинного мозга кровью. В самом деле, почти во всех случаях видно, что усиление рефлексов, выраженное в начале раздражения, переходит впоследствии в противоположное состояние — явление, которое было замечено и при влиянии поваренной соли на спинномозговые разрезы. Но так как это последнее влияние всеми признано за раздражающее, то следует принять то же самое и относительно крови*. Но тогда можно сказать, что усиление рефлексов при раздражении поперечного разреза спинного мозга соответствует возбужденному состоянию этого органа, а ослабление рефлексов — излишку раздражения (Ueberreizung). Впрочем, этот вопрос будет еще яснее решен опытами с электрическим раздражением спинного мозга, которые мы приведем впоследствии.

Для разъяснения второго вопроса было сделано следующее: предполагая, что вещество, действующее возбуждающим образом на нервные массы, заключено, может быть, в кровяных шариках, мы раздражали поперечные разрезы спинного мозга вместо цельной лягушечьей крови раствором ее, полученным через замораживание крови. Результаты были отрицательные,

---

* Влияние крови на обнаженные поперечные разрезы спинного мозга можно было бы объяснить еще так: вследствие потери крови отражательная способность спинного мозга постоянно падает и этот орган вместе с тем становится легко утомляемым. Смачивание его кровью возвращает ему, так сказать, на мгновение питательную жидкость, он вследствие этого оживляется, но также на мгновение и потом впадает снова в состояние тем большей слабости, чем сильнее было раздражение. Но независимо от того, что этот способ объяснения требует принятия некоторых предположений, он гораздо сложнее и менее ясен, чем высказанный выше, кроме того, оба сводятся в сущности на одно, т. е. на возбуждение нервных центров кровью.

другими словами, мы не могли найти никакой разницы между влиянием обыкновенной и замороженной крови. Точно то же оказалось при сравнении между собою случаев, когда кровь, употребленная для раздражения спинного мозга, раз была насыщена CO_2, а другой — O. Эти обстоятельства заставляют думать, что возбуждающее влияние крови зависит не от специфических составных частей ее, но должно быть отнесено единственно к заключенным в этой жидкости минеральным веществам. Дальнейшим доказательством в пользу этого служит то обстоятельство, что желчь лягушки тоже действует раздражающим образом на центральные нервные массы. По силе своего действия она занимает средину между кровью и поваренной солью. Поэтому при раздражении ею спинного мозга усиление рефлексов встречается реже, чем при раздражении кровью, но зато чаще, чем при употреблении поваренной соли. Но особенно выгодно употребление желчи для химического раздражения зрительных чертогов. Отсюда она производит почти столь же сильное угнетение рефлексов, как и соль, не вызывая при этом так часто конвульсий, как последняя.

В заключение этого параграфа приводим несколько примеров действия желчи на нервные центры.

Раздражение поперечных разрезов спинного мозга у обескровленной лягушки желчью

Опыт 34	Опыт 35	Опыт 36
До раздражения	До раздражения	До раздражения
2—3	8	9
2—3	9	6—7
2—3	11	7—8
Желчь	12	Желчь
5	Желчь	6—7
8—9	13	6
8—9	13	7—8
Желчь удалена	15—16	8—9
3—4	15—16	10—11
4—5		11
7—8		13

Желчь

6—7

9—10

11—12

Опыт 37

До раздражения

7—8

7

7

Желчь

4

5—6

7—8

7—8

7—8

Опыт 38

До раздражения

7—8

7—8

Желчь

8—9

9—10

11—12

15—16

Опыт 39

До раздражения

7

8

8

8

Желчь

7

7

9—10

11

11—12

Раздражение зрительных чертогов желчью *

Опыт 40

До раздражения

8—9

10—11

8—9

После раздражения

17—18

>61

Опыт 41

До раздражения

13—14

11—12

10

Желчь

19

>60

Голова отрезана; покой

9—10

7

7

6

Желчь

6—7

9

5

* При этих опытах обе задние конечности лягушки разом опускались в кислоту.

Опыт 42	Опыт 43
До раздражения	До раздражения
8—9	14
9—10	13
9—10	15—16
Желчь	Желчь
18	53
49	Желчь удалена; покой
Желчь удалена; покой	
	29—30
38	19—20
27	21
Желчь	Желчь
31	>150
42	Голова отрезана; покой
	16—17
	21—22

Теперь возвращаемся к прерванному нами развитию нашего главного вопроса.

§ 11. После того, как при опытах с раздражением поперечных разрезов спинного мозга поваренной солью мы заметили то усиление, то ослабление отраженных движений, мы думали напасть на след этого непостоянства явления опытами с слабым по возможности раздражением поперечных разрезов. Счастливый случай привел нас к употреблению в этом смысле крови, и опыты, описанные в § 9, вполне оправдали наши ожидания.

Усиление рефлексов при раздражении поперечных разрезов спинного мозга есть действительно постоянное явление при начале раздражения; но оно мимолетно и переходит в противоположное состояние ослабления отраженных движений тем

скорее, чем сильнее раздражение спинного мозга относительно раздражения кожи.

Итак, г. Герцен при своих опытах с прямым химическим раздражением спинного мозга заметил только вторую половину явления. Легко понять и причину этого, если вспомнить, что он работал в самую жаркую пору итальянского лета и на таких лягушках, которые, по его собственным словам, были мало чувствительны, вялы, наклонны к столбняку и т. д.

Результаты, полученные при раздражении спинного мозга кровью, повторились также при опытах одного из нас (Пашутин) с раздражением этого органа электричеством*. Действовать начинают прерывистым током такой силы, которая не производит никакого изменения в определенной предварительно отражательной способности обезглавленной лягушки, и постепенно усиливают раздражение. *Первый эффект, наблюдаемый при этом в отражательной способности, заключается обыкновенно в усилении ее, которое вскоре дает место противоположному состоянию, т. е. ослаблению рефлексов.* Угнетение усиливается с силой и продолжительностью раздражения; спинной мозг оправляется по прекращении раздражения мало-помалу.

Достаточно нескольких опытов, чтобы дать читателю ясное понятие о ходе явления.

Опыт 44

До раздражения	После раздражения	Ток усилен	Ток усилен
5—6	7—8	9—10	9—10
7	9	9—10	11
6—7	8—9	11	12—13
7—8	9	11—12	13
		11—12	
		11—12	

* Внешняя форма опыта здесь та же, которая описана будет в § 14 для раздражения зрительных чертогов.

Опыт 45	Опыт 46	Опыт 47
До раздражения	До раздражения	До раздражения
8	9	13—14
8	9	13—14
После раздражения	После раздражения	14
7—8	8—9	После раздражения
9—10	10	11—12
11—12	11	15—16
1 мин. покоя	1 мин. покоя	1 мин. покоя
11	10—11	15—16
Раздражение	Ток усилен; раздражение	Ток усилен; раздражение
9—10	9—10	14—15
13	12—13	16
Продолжительное раздражение	13—14	19—20
$1^{1}/_{2}$ мин. спустя	17	Ток усилен
19—20	19	26—27
$^{1}/_{2}$ мин. спустя	23	$1^{1}/_{2}$ мин. спустя
23—24	Ток прерван	41—42
2 мин. спустя	3 мин. отдыха	Раздражение прервано
45—46	15	4 мин. покоя
Раздражение прервано	16	21
4 мин. покоя	14	23—24
35	12—13	23
23—24		21
19—20		

Хотя эти опыты и не прибавляют ничего нового к полученным прежде результатам, но они важны в том отношении, что подкрепляют последние и прямо говорят в пользу мысли, высказанной в прошлом параграфе, относительно сущности

усиления рефлексов при раздражении спинного мозга. В самом деле, после последних опытов явление это может быть рассматриваемо только как состояние возбуждения.

§ 12. Теперь обращаемся к повторению второго ряда опытов, которые не были подтверждены г. Герценом.

Раздражение спинного мозга с периферии

Прежние опыты этого рода, сделанные одним из нас, страдают теми же недостатками, которые перечислены выше для прямого раздражения спинного мозга. Именно при них была взята слишком крепкая кислота для вызывания рефлексов и на слабые колебания отражательной способности не было обращено внимания. Кроме того, нужно заметить, что и способ г. Герцена раздражать нервные стволы вместо кожи (как было делано в прежних опытах) несравненно лучше нашего *, потому что при нем можно наблюдать изменения рефлексов, вызванных раздражением, в то самое время как длится последнее.

Результаты наших новых опытов могут быть выражены следующим образом:

1) *Если кислота, служащая для измерения рефлексов на одной стороне, имеет явственно кислый вкус, то одновременное химическое раздражение нервных стволов другой стороны производит скорее усиление отраженных движений, чем угнетение их.* Бывают даже случаи, где последнего явления не замечается вовсе.

2) *Но если, наоборот, употребляемая кислота так слаба, что едва имеет кислый вкус, то сильное раздражение нервного ствола противоположной ноги влечет за собою угнетение отраженных движений. Однако и здесь в начале раздражения часто*

* Здесь мы разумеем, конечно, только опыты, при которых животное не было отравлено стрихнином, так как при последнем условии спинной мозг становится чрезмерно утомляемым и опыты теряют значение. Что же касается до опытов с вырыванием седалищного сплетения, то о них уже высказано наше мнение выше.

удается видеть летучее усиление рефлексов. Для примера приводим несколько опытов*.

Опыт 48

Правая нога до раздражения

7—8
7

Раздражение обнаженного n. tibial. едким кали слева

3—4
3—4
3—4
5—6
4—5
} в течение 3 мин.

Опыт 49

Правая нога до раздражения

5—6
5—9

Раздражение едким кали слева

3—4
7—8
7—8
} в течение 2 мин.

Новое раздражение

5—6
10
6—7

Опыт 50

Правая нога до раздражения

9
9

Раздражение едким кали слева

7—8
13
15
18
11—12

* См. также старые опыты: Setschenow. Stud. über d. Hemmungsmechan. 1863, стр. 36 и 37.

Опыт 51

	Правая нога до раздражения
	20
	19—20
Раздражение едким кали слева	
	17
	27—28
	19—20

Опыт 52

	Правая нога до раздражения
	6—7
	5
	4
	7
Раздражение едким кали слева	
	10, 12, 21, 36 } в течение 2 мин.

Опыт 53

	Правая нога до раздражения
	8
	7
	8
	6
	10
	8—9
	7
Щипание левой лапы пинцетом	
	11
	16
	Покой
	9
	7—8
Механическое раздражение лапы	Покой
	16—17
	19
	20
Сильное механическое раздражение	
	26

Одного взгляда на приведенные опыты достаточно, чтобы показать читателю, что при этих опытах происходит совершенно то же, как и при раздражении поперечных разрезов спинного мозга. Это согласие результатов при двух различных способах раздражения одного и того же органа дает повод думать, что аппараты, возбуждаемые в обоих случаях, в сущности одни и те же. И в самом деле их можно даже назвать по имени.

Никто, конечно, не будет сомневаться в том, что во всех последних опытах так называемое раздражение спинного мозга с периферии и приемы определения силы рефлексов (раздражения кожи лап посредством кислоты) в сущности не более как ряд различных по силе возбуждений одного и того же рефлекторного аппарата спинного мозга. С другой стороны, известно, что значительное большинство поперечных разрезов его * заключают в себе чувствующие волокна, т. е. продолжения волокон задних корешков; следовательно, раздражение этих поперечных разрезов вполне соответствует возбуждению спинного мозга с периферии.

Итак, оба рода опытов с раздражением спинного мозга могут быть в самом деле рассматриваемы как в сущности тождественные, *т. е. как ряд не одинаково сильных возбуждений отражательного аппарата спинного мозга.* Что же касается до результатов этих опытов, т. е. до колебаний отражательной способности, то последние могут быть легко объяснены, если

* В самом деле, мы при наших опытах с прямым раздражением спинного мозга находили такие поперечные разрезы этого органа, которые при самом сильном химическом раздражении их не вызывали даже и следа отраженного движения в теле животного. Но так как и в этих случаях ход изменений отражательной способности остается прежний, т. е. заключается в летучем усилении рефлексов, вслед за которым наступает угнетение их, то и следует принять, что раздражение межцентральных спинномозговых волокон вызывает в них процесс проведения возбуждений. Через это же эти случаи становятся опять тождественными тем, в которых раздражение действует прямо на чувствующие волокна.

придать отражательным аппаратам спинного мозга в деле раздражения свойства, подобные тем, какими обладает зрительный орган, т. е. быстрое падение раздражительности под влиянием раздражения. В этом смысле наше усиление рефлексов соответствовало бы эффекту первичного раздражения глаз светом, а угнетение рефлексов — явлению отрицательного светового следа. Далее из опытов с раздражением поперечных разрезов спинного мозга кровью можно было бы заключить, что утомляемость спинного мозга чрезвычайно велика; но не нужно забывать, что эти опыты делались над обескровленным, следовательно, умирающим органом.

Итак, при повторении прежних опытов, которые не были подтверждены г. Герценом, мы хотя и пришли к другим фактическим результатам, чем он, но в сущности к тем же заключениям на счет общего значения угнетения рефлексов при раздражении спинного мозга, как и этот исследователь. Сомнение г. Герцена в существовании специфических задерживательных механизмов в головном мозгу лягушки имело, следовательно, основание; оно даже возможно еще и после приведенных нами до сих пор опытов. Раздражение поперечных разрезов головного мозга во всех прежних опытах было в самом деле очень сильно, следовательно, как поручиться за то, что факты, полученные таким путем, повторятся и в случае раздражения более слабого? Мы ведь видели, что кровь, употребленная как раздражитель для центральных нервных масс, изменила Герценовское угнетение рефлексов в усиление последних, — отчего не могло бы случиться того же самого с Сеченовским задерживанием? Словом, читатель видит, что с этой минуты становились необходимы опыты с раздражением поперечных разрезов головного мозга кровью, и что вообще весь вопрос о задерживательном влиянии головного мозга зависел некоторым образом от результатов этого рода опытов.

Раздражение поперечных разрезов головного мозга кровью

§ 13. Для этих опытов, как и для соответствующих с раздражением поперечных разрезов спинного мозга, нужно обескровить лягушку и определить очень точно степень отражательной способности; затем раздражение производится обыкновенным путем. Само собой разумеется, что главное место для раздражения есть поперечный разрез зрительных чертогов. Кроме того, важно было и раздражение верхней границы продолговатого мозга, потому что при старых опытах одного из нас раздражение именно этого места не давало резких результатов.

Результаты всех опытов с раздражением зрительных чертогов заключались в угнетении рефлексов, хотя и слабом сравнительно с эффектом раздражения тех же частей поваренной солью, но тем не менее ясно выраженном; и ни в одном случае этому явлению не предшествовало усиления отраженных движений.

Наоборот, при раздражении верхнего поперечного разреза продолговатого мозга удается нередко наблюдать летучее усиление рефлексов, предшествующее угнетению их.

Прежде чем перейти к выводам из этих явлений, мы приведем несколько примеров.

Раздражение поперечного разреза зрительных чертогов

Опыт 54	Опыт 55	Опыт 56
До раздражения	До раздражения	До раздражения
7 *	10	6—7
7	9	7—8
Раздражение кровью	Раздражение кровью	Раздражение кровью
9	10	9
9—10	11	12—13
10—11	14	9—10
	24	15—16

* Во всех этих опытах обе задние ноги погружались в кислоту разом.

Кровь удалена
25
Новое раздражение
31

Кровь удалена
16—17
20—21
Новое раздражение
29—30
26—27
Кровь удалена
Покой
16—17
18—19
Кровь
23
33—34

Опыт 57

До раздражения
9
9—10
Раздражение кровью
12
12
Новое раздражение
16—17
Кровь удалена
Покой
13—14
Раздражение кровью
17

Опыт 58

До раздражения
9—10
13
Раздражение кровью
13
16
16
Кровь удалена
15—16
Раздражение кровью
20
18—19

Опыт 59

До раздражения
5—6
5—6
Раздражение кровью
7—8

Опыт 60

До раздражения
4—5
5
7—8
8

Опыт 61

До раздражения
17
9—10
10
20

7—8	Раздражение кровью	24
Новое раздражение	15	20
8—9	18	Раздражение кровью
9—10	Кровь удалена	31—32
	Покой	31
	17—18	Кровь удалена
	Кровь	Покой
	23	20
		27
		Раздражение кровью
		41—42
		Кровь удалена
		34
		Новое раздражение
		39

Раздражение верхней границы продолговатого мозга

Опыт 62	Опыт 63	Опыт 64
До раздражения	До раздражения	До раздражения
6—7	8—9	15—16
7	7	13—14
7—8	7—8	14—15
8	Раздражение кровью	Раздражение кровью
Раздражение кровью	6—7	16—17
6—7	7—8	22
8—9	8	
9—10		
12—13		

Опыт 65	Опыт 66
До раздражения	До раздражения
11—12	10—11
11—12	12—13
Кровь	14—15
12	Кровь
13—14	16—17
	19—20
	Кровь удалена
	Покой
	14—15

Итак, продолговатый мозг относится к химическому раздражению так же, как и спинной; зрительные же бугры в прямо противоположном направлении. Первый факт заставляет рассматривать явления раздражения продолговатого мозга с той же точки зрения, которую мы высказали относительно раздражения поперечных разрезов спинного, т. е. объяснять колебания отражательной способности в обоих случаях раздражением рефлекторных механизмов. *Второй доказывал бы безусловно специфическую задерживательную природу механизмов, лежащих в поперечном разрезе зрительных бугров, если бы кровь была действительно слабейшим из всех возможных химических раздражителей.* Но, к сожалению, доказать этого мы не в силах и потому ограничиваемся пока замечанием, что *существование задерживательных механизмов в головном мозгу лягушки стало в высшей степени вероятным на основании наших последних опытов.*

Электрическое раздражение зрительных чертогов

§ 14. При этих опытах главное внимание должно быть обращено, во-первых, на то, чтобы укрепить животное (и особенно его голову) по возможности неподвижно, конечно, за исключением задних ног. Это достигается всего легче, если приколоть лягушку к отвесной и неподвижной пробковой

пластинке таким образом, чтобы задние конечности от колен висели свободно. Голова прикалывается в 3 местах, передние конечности должны быть сильно растянуты и тоже приколоты, наконец, втыкаются еще две булавки по бокам туловища тотчас над мягкими частями бедра. Вместе с тем нужно ограничить круг движений в верхних частях задних ног; для этого бедра связываются слабо вместе. Электродами служат две обыкновенные булавки, которых головки соединены с вторичной спиралью индукционного аппарата по возможности тонкой проволокой. Эти электроды проходят сквозь узкую пробковую пластинку, которая двумя другими крепкими булавками прикрепляется к главной пластинке. Концы электродов вкалываются в вещество зрительных чертогов, в перпендикулярном направлении к продольной оси тела животного. Но сначала нужно отнять у последнего мозговые полушария, иначе получаются, как известно, слишком сильные колебания отражательной способности, без всякого раздражения нервных масс.

Мы сначала думали достичь этим путем более ясного и прямого решения вопроса об истинном эффекте слабого раздражения зрительных чертогов, чем то, которое получили при опытах с раздражением этих частей кровью. Между тем вышло, что поранение вещества зрительных чертогов булавочными электродами уже само по себе представляет раздражение, которое угнетает рефлексы постоянно и в довольно значительной степени. Следовательно, во всех наших опытах электрическое раздражение встречает не покоющиеся, но уже возбужденные механизмы. Поэтому мы и не приписываем никакого значения тем из наших опытов, в которых угнетение рефлексов являлось первым эффектом влияния электрического тока, при постоянном усилении последнего от 0 (относительно физиологического действия), и приводим их только на том основании, чтобы представить читателю ясную картину постепенного усиления угнетения отраженных движений соразмерно усилению тока или продолжительности раздражения.

Опыт 67	Опыт 68	Опыт 69
После вкалывания электродов покой в 5 мин.	То же, что и в предыдущем	То же, что и в предыдущем
15—16	18—19	17—18
17	19—20	20
Раздражение начинается с 0	19	Слабое раздражение
17	Слабое раздражение	29—30
Ток прерван	21—22	Ток усилен до наступления конвульсий
17—18	21—22	> 80
17	Покой	
Новое раздражение	20	
Ток усилен	Новое раздражение	
20	Ток усилен	
31—32	53—54*	
Покой		
27—28		
Новое раздражение		
Ток усилен		
35—36		
40		
Новое усиление тока		
68		

Если продолжать раздражение более или менее долгое время (смотря по силе раздражения), то угнетение рефлексов исчезает постепенно до нуля и отражательная способность получает снова прежнюю высоту. Если в эту минуту прекратить раздражение и оставить животное на некоторое время в покое, то снова появляется угнетение рефлексов. Эти явления постоянны.

* В опытах 67 и 68 раздражение головного мозга производилось током до того слабым, что животное оставалось совершенно покойным во время раздражения.

Опыт 70	Опыт 71	Опыт 72 *
До раздражения	До раздражения	До раздражения
19—20	29—30	17—18
22—23	25	20
Слабое раздражение	30	Слабое раздражение
41—42	Слабое раздражение	29—30
Ток усилен до появления конвульсий	59—60	Сильное продолжительное раздражение
> 60	Продолжительное раздражение усиленным током	>80
Раздражение продолжительное	5 мин. после начала раздражения	$4^1/_2$ мин. после начала раздражения
4 мин. спустя	25	27
45	$1^1/_2$ мин. спустя	2 мин. спустя
2 мин. спустя	17—18	21—22
27	21—22	Ток прерван
2 мин. спустя	20—21	$2^1/_2$ мин. покоя
17	Раздражение прекращено	25—26
4 мин. покоя	21—22	2 мин. покоя
63	3 мин. покоя	34—35
> 70	39—40	
Голова отрезана		
5 мин. покоя		
17		
15		

Опыт 73	Опыт 74	Опыт 75
До раздражения	До раздражения	До раздражения
22—24	17—18	32—33
28—29 **	24—25	33—34
	17—18	

* Этот опыт служит продолжением 69-го.

** В этом опыте, равно как и в 74-м и 75-м, сила рефлексов не была измерена во время самого сильного угнетения последних.

12 мин. слабого раздражения	4 мин. сильного раздражения	$4^1/_2$ мин. сильного раздражения
20	21—22	27
21—22		27—28
Ток прекращен	Еще $1^1/_2$ мин.	Ток прекращен
9 мин. покоя	13	5 мин. покоя
61	13—14	100
51	6 мин. покоя	Еще 3 мин. покоя
77	51—52	148

Относительно значения, которое следует придавать постепенному исчезанию угнетения рефлексов при продолжительном раздражении головного мозга, нечего вдаваться в долгие рассуждения: это исчезание может, очевидно, быть объяснено только утомлением тех механизмов, которые произвели при раздражении угнетение отраженных движений. Но тем страннее становится теперь возврат задерживательного влияния по прекращении раздражения, который по времени совпадает с периодом отдыха утомленных механизмов. Это странное явление может быть объяснено только следующими положениями: 1) во всех наших опытах отдых задерживательных механизмов сопровождался постоянным раздражением их и 2) угнетение рефлексов, происходящее отсюда, соответствует возбужденному состоянию этих механизмов, а ни в каком случае не излишку раздражения (Ueberreizung). Если в самом деле смотреть на угнетение рефлексов как на следствие излишка раздражения головного мозга, то пришлось бы допустить в нашем случае, что он чрезмерно раздражается в то время, когда едва начал оправляться от предшествующего сильного утомления, — очевидно, что отдых головного мозга не мог бы наступить при этом условии никогда, и явление оставалось бы на степени, соответствующей утомлению его, т. е. усилению рефлексов.

В пользу нашего воззрения на целое явление говорят далее следующие факты: а) если во время развития вторичного угнетения рефлексов снова начать раздражать головной мозг лягушки, то рефлексы снова возвышаются; b) если отдых утомленных задерживательных механизмов сделать невозможным обескровлением животного, то вторичное угнетение рефлексов развивается очень слабо или его даже и вовсе не бывает. Наконец, если вспомнить, что наши опыты по их форме заключают в себе не один источник для продолжительного раздражения головного мозга, так: поранение мозгового вещества, соприкосновение поверхностей раны с кровью, скопление электролитов на концах электродов (мы для наших опытов употребляли индукционный аппарат прежнего устройства, где, как известно, токи в одном направлении сильнее, чем в другом) и т. д., то мы будем иметь перед собою все моменты, заключенные в наших положениях для объяснения вторичного угнетения рефлексов.

Итак, описанными опытами доказан важный факт, что *угнетение рефлексов, обусловливаемое раздражением зрительных чертогов, соответствует возбужденному состоянию заключенных в этих частях нервных механизмов, что эти механизмы, другими словами, суть задерживательные.*

В заключение параграфа приводим несколько опытов с обескровленными животными, где вследствие потери крови не появилось вторичного угнетения рефлексов.

Опыт 76	Опыт 77	Опыт 78
До раздражения	До раздражения	До раздражения
31—32 27—28	Рефлексы не измерялись	Рефлексы не измерялись
4 мин. раздражения	4 мин. раздражения	1 мин. раздражения
19 25—26 Раздражение прервано	>70 1 мин. спустя 53	>80 Еще 3 мин. раздражения 41

$3\frac{1}{2}$ мин. покоя	$\frac{1}{2}$ мин. спустя	Еще 1 мин.
24—25	33—34	26—27
28—29	35	30
30—31	39	31
	35—36	
	Раздражение прервано	Раздражение прервано
	$4\frac{1}{2}$ мин. покоя	Покой
	39	31—32
	35	31—32
	40	Еще 2 мин. покоя
	44	37
		38—39

§ 15. Теперь, когда существование задерживательных механизмов снова доказано, мы обращаемся к дальнейшему определению их свойств безотносительно и в отличие от отражательных аппаратов спинного мозга. В этом отношении важны два следующих ряда опытов: 1) определение путей, по которым идет как истинное угнетение рефлексов, так и являющееся вследствие раздражения спинного мозга; 2) решение вопроса, могут ли задерживательные механизмы возбуждаться с периферии.

Пути распространения угнетения рефлексов при раздражении зрительных чертогов и спинного мозга

Здесь сравнивались между собою два ряда опытов: эффекты химического раздражения зрительных чертогов при половинной перерезке спинного мозга и соответствующие явления при раздражении поперечного разреза спинного мозга тотчас под 4-м желудочком.

Для первого случая опыт имеет следующую форму: после обнажения поперечного разреза зрительных чертогов животному перерезывают половину спинного мозга или в месте отхождения плечевого сплетения или на 1—2 мм ниже; после этого определяют силу рефлексов обеих нижних конечностей, раздражают поперечный разрез зрительных бугров поварен-

ной солью и снова меряют отражательную способность ног. Опыты второго случая имеют ту же форму, только здесь, вместо поперечного разреза зрительных чертогов, раздражается поперечный разрез спинного мозга тотчас под 4-м желудочком.

Мы сделали всех опытов первого ряда 28 и 19 опытов второго ряда. Результаты последних все без исключения согласны между собою и показывают с изумительной ясностью, что половинная перерезка спинного мозга не представляет положительно ни малейшего препятствия для повсеместного распространения эффектов раздражения этого органа (дело остается неизменным, состоит ли этот эффект в усилении или угнетении рефлексов). Это служит новым доказательством того, что раздражение поперечного разреза спинного мозга есть не более как возбуждение отражательного аппарата спинного мозга. В результатах 1-го ряда, наоборот, вышли некоторые колебания; в 6 случаях не было замечено никакого признака угнетения рефлексов на гиперестезированной стороне (т. е. на стороне перерезки) животного; в 14 других угнетение было выражено очень слабо; наконец, в 8 остальных оно было очень сильно с обеих сторон; однако и здесь гиперестезированная сторона продолжала оставаться более чувствительной, чем другая.

Оставляем говорить самые опыты; здесь приведены как примеры раздражения зрительных чертогов опыты из всех 3 категорий случаев.

Опыты с раздражением поперечных разрезов спинного мозга тотчас под 4-м желудочком *

Опыт 79		Опыт 80	
До раздражения		До раздражения	
Левая нога	Правая нога	Левая нога	Правая нога
6—7	5—6	6—7	6—7
6	5—6	7—8	5—6
6—7	5—6	7—8	5

* Во всех этих опытах, как и при раздражении зрительных чертогов, спинной мозг перерезывался справа.

Раздражение	
6	7—8
2 мин. спустя	
8—9	9
2 мин. спустя	
9	9—10
3 мин. спустя	
8—9	8—9
3 мин. спустя	
5—6	6—7
2 мин. спустя	
5—6	6—7
2 мин. спустя	
7—8	6—7
После раздражения	
5—6	9—10
Движение	
24	12
2 мин. спустя	
18	11
2 мин. спустя	
19	11—12
1 мин. спустя	
12	13

Опыт 81

До раздражения

Левая нога	Правая нога
6—7	5—6
7—8	5—6
После раздражения	
6—7	5—6
4 мин. спустя	
5	4
2 мин. спустя	
6	6
2 мин. спустя	
6	6

Опыт 82

До раздражения

Левая нога	Правая нога
7—8	8—9
7—8	7—8
После раздражения	
9—10	7—8
2 мин. спустя	
6—7	9
2 мин. спустя	
10	10
3 мин. спустя	
13	10—11
3 мин. спустя	
18	13
3 мин. спустя	
27	15

Опыт 83

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
5—6	7—8
8—9	9—10
После раздражения	
11	14
3 мин. спустя	
29	27
2 мин. спустя	
20	26
7 мин. спустя	
8	19
2 мин. спустя	
9	23
3 1/2 мин. спустя	
18	20

Опыт 84

Левая нога	Правая нога	
До раздражения		
5—6	7—8	
6	7	
5—6	7—8	
После раздражения		
3—4	6	в течение 3 мин.
5	5—6	
5—6	7—8	
3 мин. спустя		
7—8	7—8	
7 мин. спустя		
8	8	

Опыт 85

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
3—4	5—6
11	5—6
9—10	9—10
7—8	7
После раздражения	
5—6	4
1 1/2 мин. спустя	
11—12	7—8
3 1/2 мин. спустя	
26	11—12
3 мин. спустя	
15	19

Опыт 86

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
5—6	4—5
6—7	5—6
8—9	6
6—7	6—7
6—7	7—8
После раздражения	
7—8	4
2 мин. спустя	
10	10
2 мин. спустя	
8	11—12
1 мин. спустя	
11	11

2 мин. спустя	
18	16
2 мин. спустя	
15	7—8
2 мин. спустя	
18	12

Опыты с раздражением зрительных чертогов

Первая категория

Опыт 87

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
11	7
После раздражения	
28	7
60	7
Соль удалена; покой	
18	10
Новое раздражение	
60	8

Опыт 88

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
18	7—8
После раздражения	
60	4
60	3
Покой	
24	4
Новое раздражение	
60	7

Опыт 89

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
10	6
После раздражения	
60	8
Соль удалена; покой	
60	7

Вторая категория

Опыт 90

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
> 20	3
После раздражения	
> 60	11
> 60	13

Опыт 91

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
9	6
После раздражения	
	14
> 60	20
> 60	15

Опыт 92

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
7	4
После раздражения	
> 60	8
> 100	5

Третья категория

Опыт 93

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
20	12
31	17
После раздражения	
>60	31
>60	>60

Опыт 94

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
11	7
8	7
После раздражения	
32(?)	34
Покой	
Новое раздражение	
93	43

Опыт 95

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
13	8
После раздражения	
Конвульсия	8
Покой	
>60	35
>60	>60
Кислота усилена	
>80	16

Относительно значения опытов с раздражением спинного мозга нам не остается ничего прибавить к сказанному выше *; мы, следовательно, очень охотно принимаем воззрение г. Герцена на этот случай, именно, что серое вещество спинного мозга представляет пути, по которым распространяется как угнетение рефлексов, происшедшее вследствие раздражения спинного мозга, так и усиление их. Что же касается до значения соответствующих опытов с раздражением зрительных чертогов, то уже по одному непостоянству их результатов следовало продолжать эти опыты далее. Для этой цели мы перерезывали лягушке вместо целой половины спинного мозга только переднюю или заднюю четверть последнего органа

* Они, впрочем, представляют еще одну замечательную сторону, именно, во всех этих опытах кристаллы поваренной соли оставались по нескольку минут на поперечном разрезе спинного мозга и при этом замечалось нередко в течение угнетения рефлексов мгновенное усиление последних. Явление это всего проще объясняется разрушающим влиянием соли на части спинного мозга, бывшие за минуту до того возбужденными тем же веществом; может быть, сюда присоединяется еще пропитывание солью ткани спинного мозга, вследствие чего раздражаются новые отражательные аппараты и наблюдается начало их возбуждения.

и после этого раздражали поперечный разрез зрительных бугров.

В первом случае угнетение рефлексов для взятой нами кислоты было очень сильно на обеих сторонах, хотя и тут гиперестезированная конечность оказывалась обыкновенно чувствительнее к кислоте более крепкой. Во 2-м же случае результаты опытов были те же, как и при перерезке целой половины спинного мозга (из 9 опытов в 3 не было заметно и следа угнетения рефлексов).

Примеры:

При перерезке задней четверти спинного мозга

Опыт 96

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
15	9
14	5
После раздражения	
> 60	> 60
Соль удалена. Покой	
> 50	> 50
Кислота усилена	
> 40	14

Опыт 97

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
7	3—4
После раздражения	
> 60	> 30
> 60	> 60
Кислота значительно усилена	
4—5	4

Опыт 98

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
4	4
После раздражения	
	4
	4
	11
	> 60
Кислота усилена	
16	8

При перерезке передней четверти спинного мозга

Опыт 99

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
5—6	3—4

Опыт 100

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
3—4	3—4

Опыт 101

Левая нога	Правая нога
До раздражения	
9—10	5

После раздражения		После раздражения		После раздражения	
> 60	4	9	5		9
	4	12	5	> 60	< 30
> 60	4	> 60	6—7	Конвульсия	
Соль удалена. Покой		> 60	5—6	Соль удалена. Покой	
> 80	9	> 60	6—7	> 60	10
> 100	6			Новое раздражение	
Новое раздражение					12
	5—6				23
	5				23
	6—7				23

Достаточно бросить один взгляд на 3 ряда опытов с раздражением зрительных чертогов, чтобы заметить тотчас полное согласие между результатами 1-го и 3-го из них. Если далее обратить внимание на то, что при целости спинного мозга соответственное раздражение зрительных чертогов всегда влечет за собой угнетение рефлексов на обеих сторонах, то этот случай будет параллелен с опытами 2-го ряда. Другими словами, перерезка задней четверти спинного мозга нисколько не препятствует повсеместному распространению угнетения рефлексов по этому органу, наоборот, соответствующая операция на передней четверти задерживает это распространение так же часто, как и перерезка целой половины спинного мозга. Из этого же прямо следует, что *пути для распространения задерживательных влияний при раздражении зрительных чертогов лежат преимущественно или же исключительно в передних частях спинного мозга и, следовательно, ни в каком случае не могут быть даны серым веществом этого органа, как думает г. Герцен.*

Результаты наших опытов были бы еще яснее, если бы раздражение зрительных чертогов заключалось в одном возбуждении задерживательных механизмов. Но оно явным образом сопровождается одновременным возбуждением механизмов другого рода и, вероятно, этому обстоятельству и должны быть приписаны колебания, являющиеся в результатах опытов

87—95 и 99—101. Сильное угнетение рефлексов на гиперестезированной стороне животного происходит, в самом деле, обыкновенно лишь в тех случаях, когда животное во время раздражения зрительных чертогов обнаруживает явственные признаки боли, когда, следовательно, раздражаются вместе и стволы тройничного нерва. С другой стороны, можно думать, что зрительные чертоги лягушки заключают в себе, кроме специфических задерживательных механизмов, то же проводящее серое вещество, которое так резко характеризует деятельность спинного мозга, и что при раздражении поперечного разреза зрительных чертогов это вещество возбуждается вместе с другими механизмами. Тогда можно было бы объяснить все те случаи, где вследствие раздражения зрительных чертогов появляется незначительное угнетение рефлексов на стороне перерезки спинного мозга. (С этой точки зрения можно было бы даже объяснить и опыт 88, при котором наблюдалось здесь усиление рефлексов после раздражения.)

Во всяком же случае этими опытами доказывается еще раз различие между механизмами, которые приводятся в деятельность раздражением зрительных чертогов и раздражением спинного мозга. Те же опыты показывают далее, что *приводы задерживательных механизмов, заложенные в веществе спинного мозга, недоступны для химических раздражений с поперечных разрезов этого органа.*

Могут ли задерживательные механизмы возбуждаться с периферии?

§ 16. На этот вопрос один из нас, как известно, ответил прежде утвердительно и на этом основании признал задерживательные механизмы за нервные центры с отражательной деятельностью. Но после наших последних опытов этот вопрос является неразрешимым, так как решение его может быть достигнуто только опытами с периферическим раздражением нервных центров при целости головного мозга или, по крайней мере, некоторых его частей. В самом деле, ясно само по себе,

что при всех опытах этого рода продолговатый мозг возбуждается неотразимо вместе с другими частями, мы же в настоящую минуту, к сожалению, не имеем положительных сведений о значении этого органа в деле влияния его на отражательную способность животного. С одной стороны, мы, правда, нашли, что по реакциям относительно крови продолговатый мозг равен спинному и, следовательно, в нем не заключено задерживательных механизмов. Но зато, с другой, снова подтвердилось прежнее наблюдение одного из нас, что раздражение спинного мозга с периферии при целости одного продолговатого обусловливает такое же, если не более сильное, угнетение рефлексов, как и в тех случаях, когда животному оставлены сверх того и средние части головного мозга, заключающие в себе бесспорно задерживательные механизмы. Словом, после наших теперешних опытов продолговатый мозг является органом, в котором не заключено задерживательных механизмов, но который тем не менее способен производить сильное угнетение рефлексов при периферическом раздражении центральной нервной системы. Как ни объяснять эти свойства продолговатого мозга *, всякому легко видеть, что до тех пор, пока нельзя будет исключить влияния этого органа при опытах с раздражением головного мозга с периферии, наш вопрос останется нерешенным.

Поэтому опыты, описанные ниже, вовсе не имеют целью разъяснение этого вопроса; они приведены лишь для того, чтобы показать читателю влияние утомления головного мозга на эффекты периферического раздражения нервной системы.

---

* Самым естественным объяснением сильного угнетения рефлексов при раздражении продолговатого мозга кажется нам следующее: продолговатый мозг должен быть, между прочим, рассматриваем как собирательный центр для отражательных аппаратов спинного, следовательно, его раздражение должно соответствовать одновременному раздражению всего спинного мозга; а всем известно, что чем бо́льшие пространства последнего органа раздражаются, тем сильнее и продолжительнее вытекающая отсюда прострация животного.

Из этих опытов видно именно всего яснее, что пока у животного головной мозг остается деятельным, угнетение рефлексов вследствие химического раздражения нервных стволов гораздо сильнее, чем в противоположном случае, — факт, которым мы воспользуемся для решения другого важного вопроса.

Прежде всего мы приведем несколько примеров периферического нервного раздражения на животных с нетронутым головным мозгом. В этих, как и в последующих опытах, кислота, употребленная для определения силы рефлексов, была очень слаба, чтобы эффекты периферического раздражения выступили резче.

Опыт 102

До раздражения	
Левая нога	Правая нога
	33
	39—40
Едкий кали на n. tibial. sin.	
	54
	> 300

Опыт 103

До раздражения	
Левая нога	Правая нога
	25
	29—30
Едкий кали на n. tibial. sin.	
	71
	> 300

Опыт 104

До раздражения

Левая нога	Правая нога
	19—20
	23—24
Едкий кали на n. tibial. sin.	
	53—54
	> 400

Теперь следуют опыты, при которых головной мозг был утомлен продолжительным электрическим раздражением.

Опыт 105

Раздражение головного мозга длится 6 мин.

Левая нога	Правая нога
	45—46
	25
	31
Едкий кали на n. tibial. sin.	
	65
	63—64
	62—63

Опыт 106

Раздражение головного мозга длится 8 мин.

Левая нога	Правая нога
	31
	31
	21—22
	31—32
Едкий кали	
	27—28
	35—36
	39—40
	25

Опыт 107

Раздражение головного мозга длится 6 мин.

Левая нога	Правая нога
	39—40
	39
	42—43
Едкий кали	
	37—38
	49
	60
	43—44
	37—38

Опыт 108

Раздражение головного мозга длится 13 мин.

Левая нога	Правая нога
	55
	53—59
	53—54
Едкий кали	
	47—48
	69—70
	87—88

Опыт 109

Раздражение головного мозга длится 5 мин.

Левая нога	Правая нога
	31
	21—22
Едкий кали	
	47
	99
	59—60

Опыт 110

Раздражение головного мозга длится $4^1/_2$ мин.

Левая нога	Правая нога
	9—10
	10
	9—10
Едкий кали	
	15—16
	23—24
	39—40

О влиянии раздражения головного и спинного мозга на рефлексы, вызванные механически

§ 17. Один из нас уже заметил при первой своей работе над задерживательными механизмами лягушки (l. c., стр. 4), что эффекты раздражения головного мозга остаются тождественными для рефлексов, вызванных кислотою и механическим раздражением лапы, только до тех пор, пока последнее (например, сжимание лапы) происходит не вдруг, но усиливается постепенно. Это загадочное явление объяснено опытами с электрическим раздражением зрительных чертогов.

При этом оказалось, что ход изменений, претерпеваемых силою осязательных рефлексов под влиянием раздражения, прямо противоположен ходу рефлексов, вызванных кислотою. В начале раздражения головного мозга, когда рефлексы последнего рода, как известно, постепенно ослабевают, осязательные, наоборот, усиливаются; это усиление достигает крайнего предела, когда чувствительность лягушки к кислоте притуплена всего сильнее; но теперь, когда последняя [чувствительность] при продолжении раздражения начинает подниматься, осязательные рефлексы падают мало-помалу и ослабевают всего сильнее в то время, когда прежнее угнетение рефлексов, вызванных кислотою, исчезает. Другими словами, осязательные рефлексы усиливаются во время возбуждения головного мозга, а при его утомлении, наоборот, начинают ослабевать. В примерах, которые будут тотчас приведены, знак $>$ показывает усиление осязательных рефлексов; М — высшую степень этого усиления (при этом обыкновенно достаточно легкого прикосновения к передним лапам, чтобы вызвать движение в задних конечностях); знак $<$ — уменьшение силы осязательных рефлексов.

Опыт 111

Чувствительность к кислоте	Чувствительность кожи к осязательным раздражениям
Начало электрического раздражения	
$1\frac{1}{2}$ мин. спустя	
	>
	М
	»
	»
$3\frac{1}{2}$ мин. спустя	
24—25	<
21—22	<
Раздражение прекращено	
2 мин. покоя	
	>
	>

Опыт 112

Чувствительность кожи к кислоте	Чувствительность кожи к осязательным раздражениям
Начало электрического раздражения	
1 мин. спустя	
	>
	>
2 мин. спустя	
	М
1 мин. спустя	
21—22	<
$1\frac{1}{2}$ мин. спустя	
13	<
13—14	

Опыт 113

Чувствительность кожи к кислоте	Чувствительность кожи к осязательным раздражениям
Начало электрического раздражения	
63—64	>
> 80	>
1 мин. спустя	
> 80	М
4 мин. спустя	
45	<

Из этих опытов явным образом следует: 1) что *в головном мозгу лягушки нет задерживательных механизмов для осязательных рефлексов* и 2) что угнетение последних в случаях, когда оно появляется, должно быть отнесено к ослаблению деятельности центральных частей осязательных аппаратов, вследствие излишка раздражения (Ueberreizung).

Этим объясняется совершенно просто упомянутое выше загадочное явление: раздражение мокрой кожи лягушки жидкостью почти совершенно свободно от осязательного осложнения; в механическом же сдавливании лапы, наоборот, осязательные моменты примешиваются к раздражению тем сильнее, чем сдавливание это происходит быстрее, и наоборот. Из этого вытекает далее объяснение явления угнетения тактильных рефлексов при химическом раздражении зрительных чертогов, когда это раздражение длится долгое время. Тогда можно часто не только щипать кожу лягушки, но даже резать лапы ножницами по кускам, и животное ни разу не двинется, хотя у него сохранена возможность произвольных движений. Опыты эти всего лучше делать над обескровленными животными, потому что иначе кристаллы поваренной соли при долгом лежании на поверхности разреза головного мозга растворяются в крови, вытекающей из него, и легко вызывают конвульсии. Хорошо также оставлять лягушку сидеть на столе при этих опытах, а не взвешивать ее отвесно.

Что же касается соответственных опытов со спинным мозгом, то мы до сих пор делали их только с химическим раздражением поперечных разрезов этого органа; однако всё заставляет думать, что в разбираемом отношении не существует никакого качественного различия между головным и спинным мозгом. Именно, мы нашли, что при начале раздражения механически вызванные рефлексы скорее усиливаются, чем ослабевают; точно так же и угнетение их здесь выражено несравненно слабее, чем в случаях раздражения зрительных чертогов.

Итак, можно сказать вообще, что *для осязательных рефлексов не существует задерживательных механизмов в теле лягушки*.

Это заключение не имеет в себе ничего странного, с тех пор как все более и более склоняются к мысли, что осязательные аппараты представляют совершенно самостоятельное, замкнутое целое в теле животного. Наше наблюдение можно принять как новое подтверждение этого взгляда.

В этом смысле мы имеем перед собою новый ряд опытов с рефлексами, вызванными термическими влияниями. Это и будет одной из первых задач, которыми мы займемся в будущем. Тогда же пополнятся и пробелы, оставшиеся в опытах с осязательными рефлексами.

ПРИБАВЛЕНИЕ

Г. Герцен в своем опровержении задерживательных влияний в теле лягушки должен был, конечно, коснуться и работы д-ра Маткевича (Henle u. Pfeuffer Zeitschrift f. rat. Med. XXI B.) над влиянием некоторых ядов на задерживательные центры. Он ограничивается, впрочем, одними теоретическими размышлениями о результатах этой работы и объясняет их, конечно, с своей точки зрения, не дав себе труда повторить самих опытов. Поэтому и наш ответ может быть короток: так как важнейшие результаты работы д-ра Маткевича получены посредством опытов с химическим раздражением зрительных чертогов, а воззрения г. Герцена на эффекты этого рода раздражения оказываются менее верными, чем прежние, то и опыты г. Маткевича сохраняют свое прежнее значение.

III

ОБ ИСТИННЫХ ПРИЧИНАХ УСИЛЕНИЯ РЕФЛЕКСОВ ПОСЛЕ ОБЕЗГЛАВЛЕНИЯ ЖИВОТНОГО

§ 18. Переходим теперь к важному вопросу об истинных причинах усиления рефлексов после обезглавления лягушки. Опыты, описанные нами, равно как и опыты Герцена, представляют достаточно материалов для обсуждения этого явления.

Относительно нашего предмета, как известно, существуют две гипотезы. На основании первой из них головной мозг имеет постоянное задерживательное влияние на рефлексы спинного, и потому последние усиливаются с удалением первого. Вторая гипотеза рассматривает распространение чувственного возбуж-

дения, которым начинается каждое отраженное явление, как одно из самых простых движений, в которых конечные эффекты движения возрастают по мере того как суживаются пределы его распространения.

Мы сначала займемся первой гипотезой. Она, очевидно, предполагает две вещи: 1) существование задерживающих приводов между отражательными аппаратами спинного мозга и задерживательными механизмами головного и 2) тоническое возбуждение последних.

Первое из этих предположений подтверждено в § 15, так как мы нашли, что приводы эти лежат в передних частях спинного мозга; но эти же самые опыты показали невозможность второго положения: именно, оказалось, что задерживательные приводы могут быть положительно перерезаны без того, чтобы обнаруживалось усиление рефлексов вследствие их перерезки. Мы часто видели, что перерезка так называемой передней четверти спинного мозга, заключающей в себе несомненно задерживательные приводы для соответственной стороны животного, не сопровождалась усилением рефлексов на этой стороне (см. опыт 100), — факт, который уже прежде был наблюдаем Тюрком при односторонней перерезке передних столбов спинного мозга.

Следовательно, для задерживательных механизмов лягушки не существует состояния тонического возбуждения, и усиление рефлексов после обезглавления животного не может быть объяснено удалением этих механизмов.

Вторая гипотеза, как известно, принадлежит г. Шиффу. Этот исследователь изучал относящиеся сюда явления только на центральных частях нервной системы; его же ученик Герцен распространил исследования и на периферические части последней, так что теперь гипотеза учителя относится ко всей спинномозговой нервной системе. Именно Герцен думает, что вырезывания из тела даже такой незначительной нервной области, как разветвление нерва в передней конечности лягушки, уже достаточно, чтобы усилить рефлексы во всем теле.

Против основной мысли Шиффовской гипотезы, конечно, возражать нельзя, поэтому при нашем разборе нам остается только рассмотреть, действительно ли она может объяснить все те явления, которые на нее сводятся. Но при этом мы должны настойчиво заметить, что в рассматривание не могут войти опыты с осязательными рефлексами, так как до сих пор мы не знаем даже, усиливаются ли они или ослабевают после обезглавления животного, и так как вообще законы проявления этих рефлексов почти не известны.

а) Первое условие, которому должна удовлетворять гипотеза Шиффа, заключается в известной пропорциональности между величиной вырезанных нервных масс и усилением отраженных движений.

Этим условиям удовлетворяют только опыты самого Шиффа со спинным мозгом ящерицы. К сожалению, он делал их только с механическим раздражением кожи, которое неотразимо осложняется осязательными моментами. Уже по этому одному опыты эти некомпетентны в деле решения вопроса о колебаниях отражательной способности вообще. Но если даже предположить, что его результаты верны и для опытов с химическим раздражением кожи (что мы вообще допускаем охотно), то и тогда из этого следует только, что эта гипотеза верна для спинного мозга. Мы же увидим впоследствии, что явления эти на спинном мозгу могут быть объяснены и без посредства гипотезы Шиффа. С другой стороны, мы можем привести факты, прямо противоречащие высказанному условию. 1) Отрезывание мозговых полушарий влечет за собой, в противоположность замечанию г. Герцена, скорее ослабление, чем усиление рефлексов* при раздражении кожи кислотой и после прекращения сильного угнетения рефлексов. 2) Если сравнить между собой следующие два случая: лягушке, с отрезанными на половину четверными возвышениями, отнять и последнюю половину их (т. е. сделать

* Нам самим случалось видеть, что тотчас после перерезки осязательные рефлексы усиливались; но это объясняется опытами с электрическим раздражением зрительных чертогов (§ 17).

разрез на верхней границе продолговатого мозга) и определить происшедшее через это усиление рефлексов, затем той же лягушке перерезать спинной мозг под плечевым сплетением и снова измерить отражательную способность, то в первом случае можно наблюдать значительное усиление рефлексов, а в последнем почти никакого, хотя вырезанная нервная масса в первом случае, по крайней мере, вдвое меньше, чем во втором. 3) Сравни между собою опыт XXVIII с опытом XXXIV или XXXV в работе Герцена (мы примем пока, что эти опыты, действительно, имеют значение, придаваемое им самим Герценом). В XXVIII опыте седалищное сплетение было перерезано на обеих сторонах и сила рефлексов поднялась с 8 и 12 на 5 и 5; в двух других опытах перерезывался только один плечевой нерв и усиление рефлексов было с 18 и 22 на 6 и 9; и с 7 и 7 на 1 и 2.

Для лягушки этот вопрос стоит в действительности так: до тех пор пока перерезки головного мозга не достигли верхней границы продолговатого, в животном не обнаруживается никакого усиления рефлексов (конечно, если опыты длятся не целые дни, потому что тут могут принять участие в явлении и другие неизвестные деятели); дойдя же до этой границы, перерезка головного мозга влечет за собой мгновенно значительное усиление отраженных движений. Более глубокие перерезки спинномозговой оси могут или еще повысить несколько рефлексы, что случается всего чаще, или же ослабить их. Но во всяком случае можно сказать, что у лягушки вообще не может быть и речи о постепенном нарастании силы рефлексов при увеличении объема вырезываемых кусков нервного вещества.

b) Если бы раздражение центральных нервных частей, действительно, следовало таким простым законам, как думает Шифф и его ученик, то следовало бы ожидать, что вследствие сужения пути возбуждения должны были бы усиливаться не только непосредственные эффекты раздражения, но и последствия его, т. е. и угнетение рефлексов. Но этого положительно нет. Напротив, мы в § 16 видели, что при периферическом раз-

дражении нервной системы угнетение рефлексов у обезглавленной лягушки обыкновенно выражено слабее, чем в случаях целости всего головного мозга или даже частей последнего.

c) Одностороннее усиление рефлексов в Броун-Секаровском явлении, которое до сих пор служило одним из главных доводов в пользу Шиффовской гипотезы, не может быть, строго говоря, признано таковым, так как половинная перерезка спинного мозга не представляет препятствия для двустороннего распространения возбуждения по этому органу, и, следовательно, пределы его распространения нисколько не суживаются этой операцией. Если подумать, сверх того, что процесс возбуждения, распространяясь по перерезанной стороне спинного мозга, должен обогнуть место разреза, то каждому станет понятным, что эту операцию можно даже рассматривать как расширяющую пути для распространения возбуждения.

Следовательно, теперь остается только рассмотреть опыты Герцена, которые должны служить в подтверждение гипотезы Шиффа.

Мы этих опытов не повторяли, потому что значение их, по собственному признанию автора, связано с верой в значение *относительного усиления рефлексов* (l. c., стр. 45), — мы же этой веры, к сожалению, не разделяем. В таком важном вопросе, как наш, мы требовали бы от наших опытов по меньшей мере постоянного, абсолютного и всеобщего усиления рефлексов вслед за перерезкой нервных стволов, да и после этого спросили бы себя, не заключается ли в этих опытах чего-нибудь подобного раздражению нервов. Вместо того у Герцена в опытах с перерезкой седалищного сплетения такое усиление встречается в виде исключения, во всех же остальных (опыты XXIX, XXX, XXXI, XXXII и XXXIII) получается или повсеместное, или, по крайней мере, одностороннее угнетение рефлексов. Правда, при перерезке плечевого сплетения абсолютное усиление рефлексов у него постоянно, но именно этот результат в сравнении с первым должен был показаться ему подозрительным, потому что здесь удаляемая из тела нервная область несравненно

меньше той, которая удаляется перерезкой седалищного сплетения.

Следовательно, и для принятия гипотезы Шиффа нет серьезных оснований.

Но, таким образом, оказывается, что все существующие до сих пор объяснения нашего явления неверны, и мы с решением нашего вопроса находились бы в самом деле в очень затруднительном положении, если бы не знали, что в настоящее время существует уже новый путь для разъяснения загадки.

Уже при исследовании сущности Броун-Секаровского явления было в самом деле показано, что обнажение спинномозгового поперечного разреза заключает в себе условие для развития постоянного раздражения оперированного органа; один из этих раздражителей был даже найден в крови. Следовательно, теперь нужно было бы исследовать все возможные моменты, которые могут выступить раздражителями для спинного мозга при его перерезке.

Эта задача решена нами далеко не вполне, поэтому последующие строки имеют значение не построения новой гипотезы, а плана для дальнейшего исследования вопроса.

Нам удалось до сих пор разъяснить положительными опытами только роль, играемую прикосновением крови и воздуха к спинномозговым разрезам при обезглавлении животного. Оказалось именно что усиление рефлексов после этой операции не может быть вполне объяснено ни раздражающим влиянием крови, ни прикосновением воздуха, ни обоими деятелями вместе. Первый момент действует на рефлексы хотя и усиливающим образом, но это усиление слишком незначительно, чтобы объяснить явление; второй же момент не действует на рефлексы вовсе. Опыты, которыми доказываются эти положения, очень просты.

а) Для крови: обескровленному животному отрезывают головной мозг и определяют происходящее отсюда усиление рефлексов, — оно всегда есть, хотя и слабее, чем при нормальных условиях.

b) Для воздуха: 1) Лягушка обезглавливается в атмосфере, не содержащей кислорода, и там же определяется ее отражательная способность, затем животное переносится на обыкновенный воздух, где по истечении некоторого времени снова меряются рефлексы. Эти опыты, как выше замечено, дали отрицательный результат. 2) В другом ряду опытов лягушкам отрезывался головной мозг под самым чистым прованским маслом (которое по предварительным опытам не оказывает раздражающего влияния на поперечные разрезы спинного мозга). Здесь получились на нормальных и обескровленных лягушках те же результаты, какие получаются при отрезывании головы на воздухе.

Итак, влиянием исследованных нами моментов вопрос наш не решается, но отсюда не следует еще, чтобы он не мог быть объяснен путем раздражения спинного мозга: между прочими раздражающими моментами действия крови и воздуха на спинной мозг бросаются в глаза наблюдателю лишь первыми, притом они легко доступны исследованию, но, конечно, они не единственные. В пользу существования других моментов говорит особенно резко степень угнетения рефлексов в Броун-Секаровском явлении (см. опыты 2 и 3). Явление это, которое может быть объяснено только раздражением центральных нервных масс с поперечного разреза спинного мозга, бывает в самом деле иногда так сильно, что объяснить его одним раздражающим действием крови положительно невозможно; следовательно, нет сомнения, что *при всякой перерезке спинного мозга, кроме смачивания его поперечных разрезов кровью, существуют и другие раздражающие влияния*. Что же касается до природы этих влияний, то о ней могут быть высказаны в настоящее время одни предположения.

По внешнему виду эффекты перерезки спинного мозга относительно отражательной способности последнего органа вполне сходны с эффектами нервной перерезки относительно раздражительности нерва. В самом деле, раздражительность обоих органов после перерезки их возрастает; усиление

длится в обоих случаях определенное время и уступает место падению раздражительности. В этот период времени новые перерезки органов как там, так и здесь, могут возвысить раздражительность вновь. В нерве усиление раздражительности тем чувствительнее, чем ближе исследуемое место к поперечному разрезу; в спинном мозгу то же самое: чем дальше кзади перерезан этот орган, тем больше и больше приближается его поперечный разрез к месту происхождения рефлексов задних конечностей и тем сильнее становятся вообще последние. Одним словом, внешняя аналогия между обоими рядами явлений в самом деле полная.

Почему же не думать, что оба ряда явлений тождественны и по причинам, производящим их? Теперь, когда прежние мнения о происхождении усиления рефлексов в спинном мозгу устранены, такая мысль не только позволительна, но даже необходима ввиду тождества явлений.

Итак, если бы в настоящее время существовала достаточная теория для объяснения усиления нервной раздражительности после перерезки нерва, то мы с решением нашего вопроса стояли бы почти у цели; но, к сожалению, существующие на этот случай гипотезы Пфлюгера и Гейденгайна, очевидно, недостаточны: первая уже нисколько не объясняет явления, рассматривая усиление раздражительности как первый симптом наступающей смерти органа; вторая же, приписывающая нервным молекулам род магнитной направляющей силы, плохо объясняет возбуждающее действие новых перерезок; кроме того, ее трудно перенести с нерва на спинной мозг. На этих основаниях мы и считаем себя вправе высказать наше собственное мнение о предмете.

Оба ряда явлений объясняются во всех их подробностях, если принять, что обнажение поперечного разреза как в нерве, так и в спинном мозгу дает повод к развитию, хотя и скрытого, но постоянного раздражения соответствующих органов (скрытым его следует назвать потому, что оно оставляет раздражаемые органы, повидимому, в покое). Кроме того, следовало бы принять,что это раздражение развивается в непосредственной близи

поперечного разреза и что выходящее отсюда движение распространяется подобно электротоническому с ослабевающей силой.

В пользу этой мысли, кроме сказанного выше, мы можем привести пока следующее:

1) Слабое химическое или электрическое раздражение спинного мозга, оставляющее орган, повидимому, в покое, производит по нашим опытам усиление рефлексов.

2) На нерве явления катэлектротонического состояния с виду совершенно тождественны с только что сказанным *: этот вид скрытого раздражения нерва возвышает раздражительность последнего, оставляя самый орган в покое.

3) Наконец, в пользу того же говорят, повидимому, опыты Герцена с перерезкой нервных стволов (l. c., опыты XXVIII—XXXVI). Именно в этих опытах нужно допустить, что по перерезке нерва в его центральном отрезке развивается постоянное скрытое раздражение, распространяющееся до нервных центров; иначе нельзя, в самом деле, объяснить явления угнетения рефлексов с одной стороны, которое так резко выражено в опытах XXIX и XXXII. Этому влиянию следует, впрочем, приписать и встречающееся по перерезке усиление рефлексов, потому что и при искусственном раздражении нервных стволов удается видеть такое явление.

Итак, недалеко, может быть, то время, когда усиление рефлексов по перерезке спинного мозга, усиление раздражительности нерва после его перерезки и катэлектротоническое состояние последнего будут сведены в сущности на тождественные причины. Во всяком же случае читатель видит, что вопрос о причинах усиления рефлексов после обезглавления животного вступил в новую фазу.

---

* Если же смотреть на сущность влияния постоянного тока на нерв, как Бецольд, т. е. рассматривать его как частный случай химического раздражения, то между этим и предшествующим фактом существует и внутреннее сходство.

В заключение работы приводим все результаты ее.

1) Поперечные пути, которыми произвольнодвигательные и чувственные возбуждения переходят из одной половины спинного мозга в другую, не тождественны. Для задних конечностей лягушки последние лежат более кзади, чем первые. Чувственные пути лежат более даже кзади, чем центральные части отражательных аппаратов для задних конечностей.

2) Положение в спинном мозгу как этих путей, так и рефлекторных аппаратов для различных отделов кожи задних конечностей лягушки есть обратное относительно положения последних, т. е. что поперечные чувственные пути и отражательные аппараты для бедра лежат больше всего кзади, а соответствующие образования для лап больше всего кпереди.

3) Броун-Секаровское явление объясняется в обеих своих половинах раздражением головного и спинного мозга, выходящим с поверхностей поперечной раны последнего.

4) Положение Броун-Секара, что чувственные пути для кожи конечностей и туловища перекрещиваются в спинном мозгу, не подтверждается для лягушки.

5) Кровь и желчь у лягушки обладают раздражающими свойствами для обнаженных разрезов центральной нервной системы.

6) Слабое химическое или электрическое раздражение спинномозговых разрезов возвышает отражательную деятельность спинного мозга. Однако это усиление переходит в противоположное состояние угнетения рефлексов тем скорее, чем сильнее при прочих равных условиях раздражение.

7) Раздражение спинного мозга с периферии производит совершенно то же, потому что здесь, как и в предыдущем случае, раздражается один и тот же аппарат, именно отражательные механизмы спинного мозга. Усиление рефлексов соответствует возбужденному состоянию их, а угнетение — ослаблению их деятельности.

8) Пути для распространения этих эффектов раздражения по телу даны серым веществом спинного мозга.

9) Химическое раздражение поперечного разреза зрительных чертогов, независимо от силы, дает только угнетение рефлексов.

10) Если слабое раздражение падает на головной мозг в то время, когда он оправляется от предшествовавшего утомления, то и тогда получается угнетение рефлексов.

11) Два последних факта доказывают очевидным образом, что угнетение рефлексов при раздражении зрительных чертогов соответствует возбужденному состоянию заключенных в них механизмов, что эти механизмы, другими словами, задерживают рефлексы.

12) Пути для распространения этого вида угнетения рефлексов по спинному мозгу лежат в передних частях последнего.

13) Вопрос, могут ли возбуждаться путем рефлекса задерживательные механизмы, остается пока не решенным.

14) Осязательные рефлексы могут быть значительно усилены раздражением головного мозга.

15) В теле лягушки задерживательных механизмов для них [осязательных рефлексов] не существует.

16) Существовавшие до сих пор теории относительно причин усиления рефлексов после обезглавления животного не выдерживают критики.

ЕЩЕ О ЗАДЕРЖИВАНИИ ОТРАЖЕННЫХ ДВИЖЕНИЙ У ЛЯГУШКИ [16]

I

Задерживание отраженных движений наблюдалось до сих пор на задних конечностях лягушки. Новый ряд опытов показал, что химическое раздражение (поваренной солью) поперечных разрезов мозга в области ромбовидного пространства приводит также к задержанию движений передних конечностей животного. К сожалению, опыт возможен только в следующей грубой форме: после перерезки головного мозга на указанном месте лягушку берут в руки так, что передние ее конечности свободно повисают, и погружают последние в водный раствор серной кислоты. В остальном опыт проводится совершенно так же, как с задними конечностями. К счастью, явления задерживания отраженных движений при этом столь явственны, что никакие сомнения в правильности результатов в связи с грубостью опытов невозможны. В подвешивании лягушки с помощью нити нет необходимости ни для опытов по методу Тюрка, ни для наблюдений за задерживанием отраженных движений: все это удается не хуже и в том случае, когда животное свободно берут в руки. Иное дело, если хотят, например, исследовать влияние перерезок мозга или электрических раздражений мозга на отраженные движения передних конечностей. Эффекты этого рода раздражений крайне непостоянны даже в случаях, когда животное подвешивают за нить и когда явления задерживания мы хотим наблюдать на более возбудимых задних конечностях; на передних же конечностях эффекты эти едва заметны вследствие грубости опыта.

На этом основании я принужден был отбросить прочие возможные модификации этого опыта и ограничиться одним только химическим раздражением thalami optici. Поэтому я позволяю себе из этой серии опытов сделать только следующие выводы: *механизмы, задерживающие отраженные движения передних конечностей лягушки, несомненно существуют и лежат, повидимому, в тех же частях мозга, где были установлены центры, задерживающие отраженные движения задних конечностей.* Из сказанного непредубежденному читателю должно быть вместе с тем ясно, что в этих же самых частях мозга должны быть также заключены механизмы, задерживающие отраженные движения с мышц туловища, поскольку они не могут находиться ни в полушариях головного мозга, ни в спинном мозгу.

II

В моей статье «Über die Hemmungsmechanismen im Gehirne des Frosches» (Berlin, 1863) на стр. 39 идет речь о возможном влиянии раздражения мозга на раздражительность двигательных нервов и мышц. Теперь я приведу экспериментальное решение этого вопроса.

Прежде всего — о ф о р м е опыта. Сперва нужно установить нормальную раздражительность обнаженного нерва, например, ischiadicus, по отношению к постоянному раздражению, например, индукционному размыкательному удару, с тем чтобы вслед за этим сравнить ее с раздражительностью того же нерва при раздражении головного мозга, вызывающем задерживание отраженных движений. Этот опыт связан лишь с одной трудностью, а именно: нужно быть уверенным в наличии явлений задерживания, не измеряя отраженные движения посредством кожного раздражения, поскольку при этих опытах животное должно быть укреплено в почти неподвижном состоянии. Между тем не существует другого объективного признака для явлений задерживания отраженных движений, помимо получаемого таким измерением.

Следующее обстоятельство помогло мне найти выход из создавшегося положения.

В прежних опытах с задерживанием отраженных движений не раз наблюдалось, что всякий раз, когда кристаллы поваренной соли оставались в течение нескольких минут на поперечных разрезах мозга в области ромбовидного пространства, неизменно возникали конвульсии всех мышц лягушки. Явления задерживания отраженных движений наблюдались в этих случаях перед наступлением этих конвульсий, и опыты, естественно, имели доказательную силу только при этом условии. Теперь я, однако, пришел к убеждению, что можно наблюдать явления задерживания отраженных движений также после наступления конвульсий, а именно, когда они [конвульсии] сами по себе или в результате удаления раздражения стихают. Действительно, при этом условии мы, с одной стороны, наблюдаем почти абсолютную нечувствительность животного по отношению к любому виду кожного раздражения, с другой же стороны, эта чувствительность восстанавливается, когда животному предоставляют возможность отдохнуть в течение получаса или более. В сказанном можно убедиться еще другим путем; животному, парализованному сильным раздражением мозга, через 10—15 мин. после удаления раздражения перерезается спинной мозг и посредством кожного раздражения испытывается отражательная его способность: отраженные движения при этом всегда появляются, хотя и в ослабленной по сравнению с нормой степени; это доказывает, что почти абсолютная нечувствительность кожи лягушки имеет в основе не паралич центров спинного мозга. Что же может быть естественнее, как объяснить эту сильно выраженную нечувствительность животного, явившуюся результатом усиленного раздражения мозга, возросшим возбуждением задерживающих центров? Такое объяснение встречает на своем пути только следующее обстоятельство: оно вынуждает нас признать, что положительное последействие раздражения мозга в виде задерживания отраженных движений может длиться свыше получаса после удаления раздражителя и что это последействие

может само по себе существовать при условии, если задерживающие центры отделены от спинного мозга. Однако это обстоятельство не составляет существенного возражения против приведенного нами объяснения, так как: 1) положительное последействие раздражения мозга в виде задерживания отраженных движений существует и длится в течение минут также и при сравнительно слабом раздражении нервных центров; 2) читатель найдет в последующих разделах этой статьи доказательство того, что центры спинного мозга в высшей степени способны давать положительное последействие, когда они естественным путем приведены в деятельное состояние.

Таким образом, когда у лягушки химически раздражают поперечный разрез мозга в области ромбовидного пространства, то можно быть уверенным, что отраженные движения животного после стихания этих конвульсий будут сильно угнетены.

Теперь легко выяснить, оказывает ли раздражение головного мозга, задерживающее отраженные движения, какое-нибудь влияние на двигательный аппарат животного. С этой целью лягушке вскрывают череп и накладывают лигатуру в области таза en masse на все сосуды задних конечностей, за исключением их нервов; после этого отпрепаровывается n. ischiadicus на одной стороне по всей его длине и производится резекция бедра. Тогда n. ischiadicus лежит совершенно свободно и легко может быть приведен в соприкосновение с неполяризующимися электродами. Лягушка укрепляется на подставке; ей перерезают головной мозг в ромбовидном пространстве, дают ей отдохнуть и определяют нормальную раздражительность n. ischiadici постоянным индукционным размыкательным ударом от вторичной спирали (способы управления последней слишком хорошо известны, чтобы стоило их описывать). Как только эта величина однажды установлена, мы раздражаем головной мозг до конвульсий, ждем, пока они стихнут, и снова определяем раздражительность n. ischiadici.

Такие опыты не обнаружили *никаких изменений раздражительности двигательных нервов к тому времени, когда отраженные движения задержаны.*

Правда, в отдельных случаях наблюдается усиление раздражительности; однако выяснилось, что это явление — не следствие задерживания отраженных движений, а выражение предшествовавших конвульсий, поскольку мне ни разу не удавалось наблюдать это усиление раздражительности, когда головной мозг раздражался не в такой сильной степени, чтобы вызвать конвульсии.

По отношению ко всей проблеме задерживания отраженных движений в целом смысл этого опыта таков: *никоим образом нельзя искать основу угнетения рефлексов, наступающего в результате раздражения мозга, в изменениях двигательного аппарата.*

Если теперь соединить воедино все прежде сказанное об изменениях кожной чувствительности под влиянием раздражения задерживающих центров, то в высшей степени вероятно, что *задерживание отраженных движений осуществляется в центральных образованиях рефлекторного аппарата.*

III

В заключительной части моей первой статьи о задерживании отраженных движений у лягушки речь шла о слабом тоническом возбуждении задерживающих механизмов. Там эта мысль была высказана в форме гипотезы, чтобы сделать более ясным факт усиления рефлексов в результате обезглавления животного. Теперь я приведу новые экспериментальные факты в защиту этой мысли.

Если признать это слабое тоническое возбуждение действительно существующим, то ясно, что явление это по своему происхождению можно сравнить с рефлекторным мышечным тонусом (Бронджистово явление), поскольку мною доказано, что задерживающие центры могут быть возбуждены также рефлекторным путем. Далее, должны быть противопоставлены

эффекты обоих тонических возбуждений; а из этого, естественно, последует, что явления рефлекторного тонуса у обезглавленного животного выступают сильнее, чем в норме, поскольку в первом случае влияние задерживающих центров отпадает, а во втором — нет.

На основании этих соображений отчетливо вырисовывается постановка опыта: у обезглавленной и у здоровой лягушки вызывают искусственным чувственным раздражением феномен Бронджиста; далее остается лишь сравнить эти явления у обеих лягушек. Вместо здоровых лягушек можно взять таких, у которых головной мозг перерезан либо в ромбовидном пространстве, либо на верхней границе продолговатого мозга. Последний вид поранения мозга a priori должен быть предпочтен первому и даже здоровому животному, поскольку при этом условии чувственное раздражение вернее всего приводит к возбуждению задерживающих центров. В дальнейшем опыты эти можно варьировать, раздражая разрезы мозга поваренной солью и наблюдая явление рефлекторного тонуса в стадии возбуждения задерживающих механизмов.

В этом плане я поставил опыты во всем их объеме; но оказалось, что только при одной форме этих опытов получены были надежные результаты, а именно, когда явление рефлекторного тонуса у обезглавленной лягушки сравнивали с явлениями, имевшими место после разрушения головного мозга на верхней границе продолговатого мозга. Основанием для этого сравнения служит следующее обстоятельство: здоровая лягушка так же, как и лягушка с перерезанным thalamus opticus лишь в виде исключения остается неподвижной после вертикального ее подвешивания; чаще всего она ежеминутно производит более или менее частые движения конечностями, в связи с чем становится невозможным какое бы то ни было наблюдение рефлекторного тонуса. Так же точно обстоит дело и в случае раздражения поваренной солью: время, в течение которого лягушка остается неподвижной, слишком коротко, чтобы можно было производить наблюдение.

Таким образом, в конечном счете опыт носит следующий характер: лягушке перерезается нервное сплетение одной из задних конечностей со стороны спины (цель этого общеизвестна). Затем перерезают спинной мозг как раз под ромбовидной ямкой или продолговатый мозг на верхней его границе. Эту последнюю перерезку производят либо по черепной крышке (на черепной крышке легко видеть границу между продолговатым мозгом и вышележащими частями мозга), либо после предварительного вскрытия черепа, что, бесспорно, предпочтительнее. После вертикального подвешивания лягушки нужно выждать минуты две до тех пор, пока эффекты поранения головного и спинного мозга не стихнут; затем нужно ущипнуть здоровую лапу либо за кончик самого большого, либо за наружную сторону наружного пальца. При этом возникает движение конечности, влекущее за собой изменение положения всей конечности, особенно раздраженной лапы; продольная ось последней более или менее совпадавшая до раздражения с продольной осью всей ноги, теперь принимает по отношению к ней наклонное положение: кончик лапы приподнимается кнаружи — вперед и вверх. Наблюдение касается только трех моментов всего этого явления: характера движения ноги, силы оставшегося тонического сокращения мышц и продолжительности последнего. Но прежде чем перейти к специальному описанию всех этих явлений, я коснусь в нескольких словах примененного мною способа раздражения. Прежде всего ясно, что для нашего опыта: 1) сила раздражения в обоих сравниваемых между собой случаях должна быть постоянной; 2) далее — раздражение должно обладать таким свойством, чтобы силу его можно было мгновенно увеличить, так как в этих опытах приходится иметь дело не только с непосредственным результатом кожного раздражения, но и с его последействием; 3) естественно, что раздражение должно наноситься только на кожу, а никоим образом не на нижележащие мышцы. Однако едва ли можно найти раздражение, которое удовлетворяло бы всем этим условиям: раздражение кислотой не применимо, так как кислота остается на лапе, которую по

окончании раздражения нельзя ни трогать, ни обтирать; электрические удары не могут быть применены по той причине, что они одновременно с кожей задевают и нижележащие мышцы; термические раздражения трудно регулировать. Поэтому я принужден был остановиться на простейшей форме механического раздражения кожи. К счастью, различия в эффекте кожного раздражения в присутствии и в отсутствие продолговатого мозга столь велики, что незначительные колебания силы раздражения не влияют на результаты.

Результаты эти таковы: *в присутствии продолговатого мозга* умеренное раздражение лапы часто вызывает лишь одно движение, но так же часто и ряд следующих друг за другом движений. Активный момент мышечного сокращения при этом явно не выделяется; то же относится и к расслаблению; оно наступает каждый раз мгновенно: сокращенная нога совершенно расслабляется и падает, как парализованная. В том случае, когда в ответ на раздражение возникает ряд движений, каждое опускание задней конечности заканчивается активным вытягиванием лапы — сложным движением, которое, очевидно, означает, что животное стремится избежать раздражения, меняя свое положение в пространстве. Когда же, напротив, раздражение кожи вызывает одно единственное движение ноги, тогда обычного вытягивания лапы не наблюдается, она остается неподвижной в измененном по сравнению с прежним положении (согнутой кнаружи вперед и вверх). Это измененное положение лапы (рис. 1*a*) никогда, однако, не бывает сильно выраженным и никогда не длится более 10 мин., даже в случае, когда животное подвешивается в воздухе. По прошествии этого времени невозможно, как правило, заметить какую бы то ни было разницу между положением ноги, подвергшейся раздражению, и ноги парализованной (рис. 1*b*). Тоническое сокращение мышц исчезает еще быстрее, когда животное подвешивается в пространстве, насыщенном водяными парами. Картина выглядит иначе, когда лягушке перерезают спинной мозг. В этом случае в ответ на умеренное раздражение кожи всегда возникает одно един-

ственное движение конечности, и мышечное сокращение исчезает не столь быстро, как в присутствии продолговатого мозга:

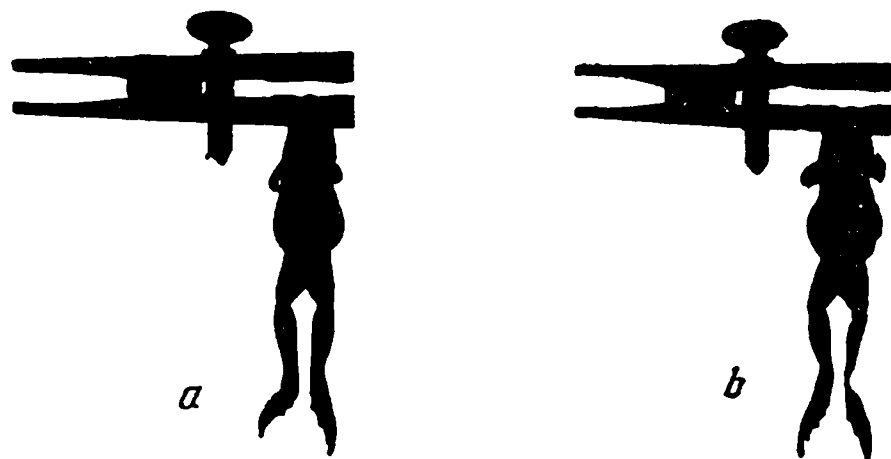


Рис. 1

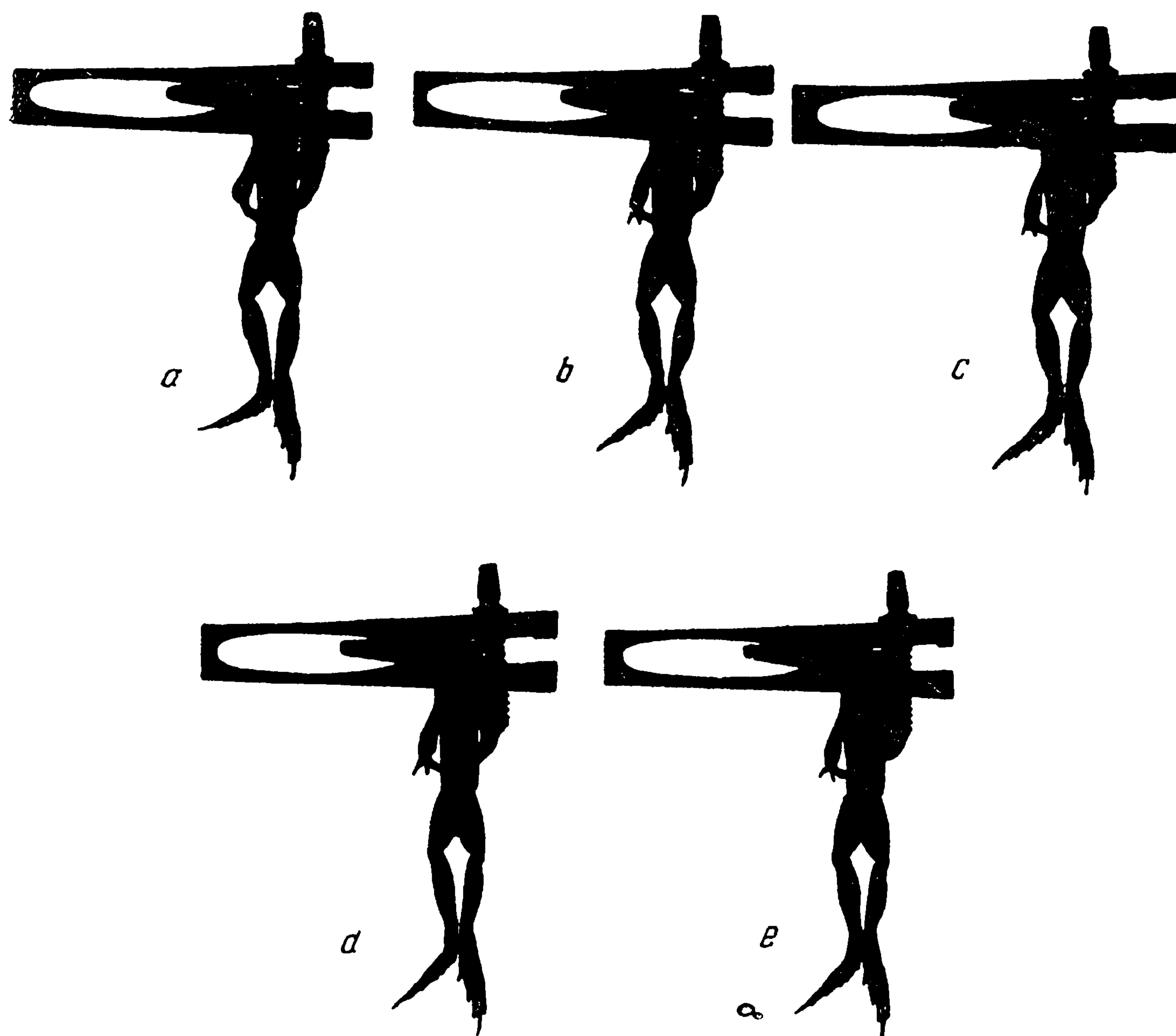


Рис. 2

расслабление мышц протекает постепенно и не доходит до конца — всегда остается тоническое сокращение мышц во всей конечности, особенно сильно выраженное на лапе, подверг-

шейся раздражению: лапа часто застывает неподвижно в положении, перпендикулярном предшествующему (рис. 2*a*). Измененное положение лапы здесь всегда выражено несравненно сильнее, чем при сохраненном продолговатом мозге. Точно так же и длительность этого тонического сокращения оказывается значительно большей. В насыщенном водяными парами пространстве тоническое сокращение, постепенно падая, длится обыкновенно более получаса — в три раза превосходя по времени сокращение, имевшее место при первом условии. Прекращение измененного положения лапы, подвергшейся раздражению, уже само по себе служит признаком того, что высыхание кожи никакого влияния на длительность явления не оказывает. Когда, напротив, этот опыт ставится на воздухе, то на результатах сказывается влияние высыхания кожи, как это было верно замечено Витлихом при повторении опыта Бронджиста. На рис. 2*a*, *b*, *c*, *d*, *e* изображены фотографические снимки одной и той же лягушки, заснятой при указанных условиях непосредственно после раздражения (*a*) и затем через каждые полчаса. Легко видеть, что, начиная с «*c*», т. е. час спустя после раздражения, никаких заметных изменений в положении лапы не наступает.

Таков весь ряд явлений.

В этой статье я пытаюсь только установить значение остающегося мышечного сокращения. В своей статье о рефлекторном тонусе: «Kurze Übers. d. Lehre d. Muskelton» (Arch. f. Anat. u. Physiol., 1863, Heft II) Конштейн указывает, что у обезглавленной лягушки феномен Бронджиста всегда развивается в результате незаметного, но постоянного чувственного раздражения. Согласно этому взгляду можно было бы предположить, что и занимающее нас явление, поскольку оно носит длительный характер, поддерживается этими же моментами, а именно тем, что искусственное механическое раздражение кожи играет роль только при движении конечности и никакой роли не играет на дальнейших стадиях. Против такого понимания нашего явления говорит уже само его течение: при этом способе толкования остающееся мышечное сокращение должно

было бы все время усиливаться, между тем оно непрерывно ослабевает.

Последнее можно было бы также толковать как след предшествующего движения конечности, т. е. признать, что оставшееся мышечное сокращение полностью зависит от двигательного аппарата, а не является последствием, возникающим в результате кожного раздражения. Но и это толкование несостоятельно: если бы тоническое мышечное сокращение было только следом предшествующего движения, то оно должно было бы почти равномерно распределяться на все сгибатели конечности, потому что все эти мышцы почти равномерно участвуют в движении ноги. Однако в действительности это происходит решительно не так: только те мышечные группы, которые находятся по соседству с раздражаемым участком кожи, оказываются в состоянии сильного и длительного тонического сокращения. Далее, против указанного толкования говорят следующие опыты: у обезглавленной лягушки вместо лапы сильно раздражают любое другое место на коже; в этом случае возникает, судя по внешнему проявлению, совершенно такое же движение конечности, как при раздражении лапы, но последняя не претерпевает после прекращения движения почти никаких изменений в положении.

Таким образом, для объяснения занимающего нас явления не остается ничего другого, как признать наличие чувственного последействия в результате раздражения кожи свойством экситомоторных нервных центров, имеющим своего аналога в положительном последействии влияния света на глаз. Отсюда следует, что остающееся после раздражения кожи мышечное сокращение должно носить по своей природе рефлекторный характер, и это совершенно так же относится к случаю, когда животному сохраняют только спинной мозг или одновременно с ним и продолговатый мозг; и, наконец: *сами по себе рефлекторные спинномозговые центры должны обладать большей способностью к положительному последействию, чем в комбинации с продолговатым мозгом.*

Этот последний вывод можно было бы выразить так: *явления искусственно вызванного рефлекторного тонуса выражаются сильнее в том случае, когда спинной мозг лишается влияния продолговатого.*

Таким образом, наши ожидания действительно подтвердились, и тем самым мы бесспорно приобрели новую опору для убеждения в том, что задерживающие центры должны находиться в состоянии непрерывного возбуждения. Тем не менее мысль эта остается гипотетической, поскольку нам недостает строгих доказательств того, что находящиеся в продолговатом мозгу экситомоторные центры для скелетной мускулатуры тела не могут влиять сами по себе независимо от соответствующих центров спинного мозга.

Во всяком случае, на основании настоящего исследования установлено немаловажное свойство рефлекторных центров спинного мозга, а именно: *экситомоторный эффект сохраняется еще долгое время после окончания раздражения в форме положительного последействия.*

О НЕРВНЫХ ПУТЯХ, СВЯЗЫВАЮЩИХ ПЕРЕДНИЕ И ЗАДНИЕ КОНЕЧНОСТИ ЛЯГУШКИ [17]

(Предварительные сообщения)

I

Как известно, наличие таких соединительных путей у нормальных животных обнаруживается в координированных локомоторных движениях, а также в распространении рефлекторного процесса с задних конечностей на передние, и обратно. У обезглавленных животных отсутствует только первый феномен, второй же сохраняется. Общеизвестно далее, что у нормальных лягушек односторонняя перерезка спинного мозга или даже две такие перерезки не уничтожают ни координированных локомоторных движений животного, ни распространения рефлекса спереди назад и сзади наперед, если эти перерезки сделаны на различных высотах. Что касается обезглавленных лягушек, то влияние односторонней перерезки спинного мозга на распространение рефлекса у них не исследовалось. Правда, принято считать, что в этих условиях обезглавленная лягушка ведет себя так же, как и нормальная, и хотя теория Шиффа о двусторонней проводимости серого вещества спинного мозга едва ли не общепризнана, я все же покажу, что теория эта совершенно ложна.

А. Обезглавим лягушку непосредственно под ромбовидной ямкой или на 0,5 мм выше, если ее вершина лежит слишком близко к месту отхождения plexus brachialis. Затем перережем наполовину спинной мозг где-нибудь между intumescentia brachial. u lumbal. (При этом нужно позаботиться о том,

чтобы разрез не прошел по границе 4-го и 5-го позвонков или слишком близко к plex. brachial.). В этих условиях наблюдается следующее:

a) Сильнейшее раздражение (концентрированной серной кислотой) задней лапы на стороне перерезки не вызывает абсолютно никаких движений передних конечностей; сокращаются лишь некоторые мышцы туловища и мышцы обеих задних конечностей.

b) Сильное раздражение передней лапы на стороне перерезки дает, напротив, непостоянный эффект: движения задней конечности на той же стороне или вовсе отсутствуют, или появляются, но при этом либо только на одной, либо также и на другой задней конечности.

c) Рефлексы сзади наперед и обратно на неповрежденной стороне сохраняются*.

B. Обезглавливаем лягушку, как и в случае A, но разрез делаем выше — приблизительно посередине ромбовидной ямки (считая спереди назад).

a) Сильное раздражение задней лапы на стороне перерезки не вызывает никаких движений соответствующей передней конечности, но при этом передняя конечность противоположной стороны приходит в движение.

b) Сильное раздражение передней лапы на стороне перерезки вызывает движения соответствующей задней конечности, а позднее и слабее — и на противоположной стороне.

c) Наблюдается то же самое, что в A, пункт c.

Последнее из описанных явлений продолжает оставаться неизменным до тех пор, пока при перерезке продолговатого мозга (с целью обезглавления животного) не переходится граница мозжечка. Однако как только это произошло, т. е. как только мозг лягушки перерезается по границе между чет-

* Во всех моих опытах мне довелось до сего времени только дважды наблюдать отсутствие рефлексов сзади наперед на неповрежденной стороне спинного мозга. Условия, вызывающие это явление, для меня до сих пор остаются не ясными.

верохолмием и мозжечком, односторонняя перерезка спинного мозга в большинстве случаев не препятствует больше распространению рефлекса во все стороны.

Следовательно, обе поперечные перерезки продолговатого мозга, захватывающие и мозжечок, ограничивают то место в мозгу (собственно, чаще всего часть, лежащую позади этого места), до которого должно дойти распространяющееся сзади наперед чувствительное возбуждение (у лягушки с наполовину перерезанным спинным мозгом), чтобы отсюда перейти на моторные пути всех четырех конечностей. Этот слой мозга, толщиной самое большее в 0,5 мм, примечателен и в другом отношении: в нем заключен координационный центр всех четырех конечностей. Если же перерезать мозг на границе между четверохолмием и мозжечком, то лягушка после некоторого периода покоя начинает ползать (произвольно или вследствие раздражения с поверхности разреза — пока установить нельзя); другими словами, у лягушки сохраняется координационный центр конечностей. Напротив, если разрез провести по нижней границе мозжечка, то способность к локомоторным движениям у лягушки теряется *.

Что касается фактов, приведенных под рубриками А и В, то я пока позволю себе сделать на их основании следующие выводы.

1. Теория Шиффа, согласно которой болевое возбуждение проводится по серому веществу спинного мозга якобы во всех направлениях, по отношению к обезглавленным лягушкам совершенно неправильна.

2. У обезглавленной лягушки пути распространения рефлекса спереди назад и сзади наперед (я имею в виду конечности) не тождественны.

3. Первые иногда могут обходить перерезанное место спинного мозга; со вторыми этого никогда не происходит: идя сзади

* Верхняя граница этого участка, насколько мне известно, установлена Фолькманом, нижняя остается до сих пор не установленной.

наперед, они остаются в соответствующей половине спинного мозга.

4. Кроме названных путей, спинной мозг лягушки содержит еще особые пути для проведения болевых возбуждений кпереди: эти пути могут обходить поперечные разрезы спинного мозга и характеризуются тем, что оканчиваются в координационном центре всех четырех конечностей.

Второе сообщение, которое должно содержать описание всех трех путей, а также попытку наглядно представить их в схематическом виде, в скором времени будет опубликовано.

II

Опыты, приведенные в предыдущем сообщении, показали, что в цереброспинальных центрах лягушки существует, собственно говоря, три рода различных нервных путей, служащих для распространения рефлекторного возбуждения спереди назад и сзади наперед (так для краткости я буду называть передачу рефлекса с передних конечностей на задние и с задних на передние). Затем эти опыты выяснили некоторые характерные признаки названных путей: установлено было разделение путей между двумя боковыми половинами спинного мозга. Сейчас я продолжу характеристику этих трех путей и рассмотрю те из них, которые относятся к передней и задней половинам спинного мозга, образующимся при сечении мозга в плоскости, разделяющей обращенные кпереди и кзади части. Опыты, соответствующие этой цели, должны, очевидно, быть по форме такими же, как и предыдущие, с той, разумеется, разницей, что перерезке будут подвергаться не боковые, а передняя и задняя половины спинного мозга. Поскольку, однако, на наружной поверхности спинного мозга нет никаких анатомических признаков для разделения спинного мозга на переднюю и заднюю половины, каждому должно быть без дальнейших пояснений ясно, что повторение опытов, о которых мы дальше сообщаем, не дает столь

постоянных результатов, как опыты, изложенные выше. Факты, о которых пойдет речь, выведены из многих сотен опытов.

А. Перерезки задней половины спинного мозга между грудным и поясничным утолщениями*.

a) У нормальных животных такие перерезки препятствуют распространению рефлекса как спереди назад, так и в обратном направлении. Проведение зависит как от глубины перерезок (разумеется, до определенных пределов), так и от их числа; другими словами, проведение сохраняется в том случае, когда у животного перерезается бóльшая часть задней половины спинного мозга, а также, если спинной мозг перерезается не в одном месте, а в нескольких местах, расположенных близко друг от друга (предпочтительно — на участке между двумя утолщениями); эта последняя операция равнозначна, очевидно, удалению определенного участка задней половины спинного мозга.

b) Животные, у которых головной мозг перерезается между четверохолмием и мозжечком, т. е. животные с неповрежденными координационными центрами, *всегда* обнаруживают рефлексы спереди назад и *очень часто* — в обратном направлении.

c) Обезглавление животного перерезками, проходящими в пространстве между мозжечком и верхушкой ромбовидной ямки, уничтожает рефлексы сзади наперед; рефлексы в обратном направлении сохраняются.

d) Две или более перерезки задней половины спинного мозга на обезглавленном животном вызывают тот же эффект, что и такая же однократная перерезка, но при этом эффект оказывается более надежным.

Описанные явления обнаруживают колебания, зависящие от неправильностей перерезок спинного мозга и выражающиеся в следующем: слишком поверхностные перерезки могут вообще

---

* Все приведенные в А и В факты имеют силу только при раздражении лапок; опытов с другими перерезками кожи конечностей я не производил.

не нарушить распространения рефлекса; несколько более глубокие перерезки вызывают у обезглавленного животного лишь ослабление рефлекса сзади наперед и не приводят к абсолютному уничтожению рефлекса (как раз при этих условиях можно очень хорошо наблюдать более сильное влияние двух или более перерезок); при косых перерезках наблюдаются различия в явлениях правой и левой стороны.

B. Перерезки передней половины спинного мозга между грудным и поясничным утолщениями.

Эффект перерезок, описанный в А, зависел от глубины и числа перерезок спинного мозга; здесь же он зависит также и от места перерезки, т.е. от того, произведена ли перерезка ближе к грудному или поясничному утолщению. Поэтому оба эти случая должны быть исследованы отдельно.

1) Перерезки передней половины спинного мозга по нижней границе intumescentia brachial. (место это легко определить, так как спинной мозг здесь наиболее тонок *; кроме того, это место обычно находится на границе между 3-м и 4-м позвонками) или *несколько кпереди от этой границы* **.

a′) Все то же, что в a, с той лишь разницей, что здесь имеется в виду однократный разрез.

b′) Все то же, что и в b.

c′) Все то же, что и в c, с той единственной разницей, что в этом случае рефлексы сзади наперед очень часто только становятся слабее, но не исчезают вовсе.

d′) Две перерезки, из которых передняя производится на старом месте, а задняя отстоит от передней не более, чем на 1 мм,

* В последних опытах раздражать кожу передней лапки нужно чрезвычайно осторожно, так как случайное одновременное раздражение кожи другой передней лапки довольно часто вызывает рефлекс спереди назад.

** a′, b′, c′, d′ соответствуют a, b, c, d, т. е. условия опыта в обоих случаях одинаковы. [Это относится и к a″, b″, c″, d″.—*Прим. ред.*].

действуют на обезглавленное животное так же, как однократная перерезка в передней половине спинного мозга, только теперь об исчезновении рефлекса сзади наперед можно говорить с большей уверенностью.

2) Перерезки передней половины спинного мозга по границе между четвертым и пятым позвонками (считая спереди).

a″) У нормальных животных такая перерезка никогда не прекращает распространения рефлекса спереди назад, но рефлекс в обратном направлении, напротив, довольно часто исчезает.

b″) Перерезка головного мозга по границе между четверохолмием и мозжечком не дает никаких изменений в проведении рефлекса спереди назад; напротив, распространение рефлекса сзади наперед претерпевает изменения в том отношении, что рефлексы эти теперь не всегда имеют место.

c″) Обезглавление животного влечет за собой следующие явления: рефлексы сзади наперед в большинстве случаев сохраняются, рефлексы в обратном направлении, напротив, исчезают; однако я наблюдал случаи (чрезвычайно редко), когда имело место противоположное.

d″) Перерезки передней половины спинного мозга на уровне середины четвертого позвонка дают на обезглавленных лягушках в большинстве случаев неустойчивые результаты: здесь могут наблюдаться оба случая, приведенные в c″, но могут также сохраняться и рефлексы в обоих направлениях.

Колебания результатов обусловлены неточностью перерезок спинного мозга и выражаются в следующем: слишком поверхностные перерезки вообще не нарушают распространения рефлекса; все более и более глубокие перерезки по нижней границе грудного утолщения сначала уничтожают рефлексы сзади наперед, а затем также и рефлексы в обратном направлении; перерезки между 4-м и 5-м позвонками влекут за собой прямо противоположные последствия. При перерезках передней половины спинного мозга по середине 4-го позвонка мне довелось видеть два случая, когда на одной стороне исчезали

рефлексы спереди назад, а на другой — в обратном направлении.

В заключение нужно отметить, что перерезка передней половины спинного мозга всегда вызывает паралич произвольных движений задних конечностей лягушки, независимо от того, сохраняются ли при этом рефлексы спереди назад или нет.

III

В качестве резюме всех приведенных в обоих предыдущих сообщениях данных может служить схема, которая дает представление о соответствующем расположении нервных путей, о которых идет речь. При построении схемы я исходил из той мысли, что так называемое явление распространения рефлекса, собственно, не более как обычный рефлекторный процесс, для осуществления которого необходимы два обособленных пути: центростремительный и центробежный. Далее, я пытался отразить в расположении нервных путей передней и задней конечностей симметричный их характер, что вообще свойственно им. Наконец, в схеме пока не нашел отражения вопрос о том, как должны быть расположены чувствительные пути задней половины спинного мозга, чтобы можно было объяснить усиленное действие двух или более разрезов по сравнению с влиянием одного разреза.

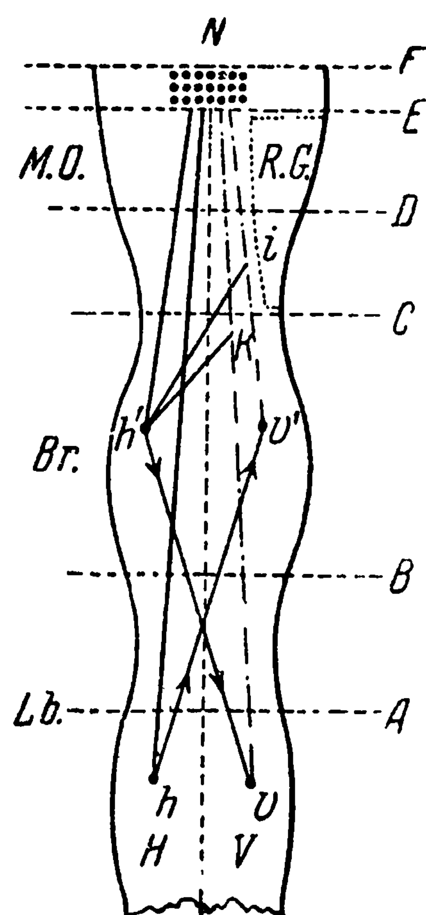


Рис. 1

Прилагаемый рисунок (рис. 1) представляет боковой вид спинного мозга с обоими его утолщениями (*Br.* и *Lb.*) и продолговатого мозга (*M. O.*). *V* — передняя половина этих органов, *H* — задняя половина, *v*, *h*, *v'*, *h'* — обозначают места вхождения передних и задних корешков для всех четырех конечностей. Прямые линии *A* и *B* обозначают верхнюю и нижнюю границы 4-го позвонка и, следовательно, оба главных места, в которых

перерезается передняя половина спинного мозга. Прямая C — линия перерезки спинного мозга под вершиной ромбовидной ямки ($R.G.$); D — то же самое, но линия проходит выше. Между линиями E и F заключен координационный центр N. Жирные линии hN и $h'N$ обозначают главные пути болевой чувствительности кожи; жирные пунктирные линии vN и $v'N$ — моторные пути произвольных движений. И те и другие обладают тем свойством, что могут обходить односторонний разрез спинного мозга; для первых, кроме того, нужно принять, что они вступают в связь с моторными путями лишь через координационный центр.

Кроме пучков волокон hN и $h'N$, проходящих в задней половине спинного мозга, должны существовать также чувствительные пути, которые переходят в переднюю половину спинного мозга (в соответствии с совершенно правильными данными Шиффа, согласно которым серое вещество передней половины спинного мозга проводит болевые раздражения). Часть, быть может, этих путей можно обозначить тонкими линиями $h'i$, $h'k$, $h'v$, hv'. Связь их с моторными путями изображена пересечением линий $h'i$, $h'k$ и т. д. с прямыми vN, $v'N$ и с точками v, v'. О более детальном ходе этих дополнительных чувствительных путей, а именно о способе их соединения с координационным центром у меня еще нет данных. Наоборот, что касается путей hv' и $h'v$, то нужно признать, что они на уровне 4-го позвонка проходят неперекрещенными, т. е. каждый из них остается в соответствующей боковой половине спинного мозга.

Этой серией гипотез объясняются все факты, приведенные в предыдущих сообщениях, конечно, за исключением факта усиливающего действия двух или более разрезов по сравнению с влиянием одного разреза. Для доказательства этого я попытаюсь разъяснить некоторые вопросы с помощью схемы.

Прежде всего нужно заметить, что когда животное обезглавливается ниже линии E, то пути hN и $h'N$ не проводят возбу-

ждения * и, следовательно, чувствительное возбуждение сможет теперь распространяться только по дополнительным путям.

Если у животного в этих условиях перерезать боковую половину спинного мозга между *A* и *B*, то единственно оставшийся дополнительный путь *hv'* для соответствующей конечности выпадает и рефлексы сзади наперед исчезают (поскольку путь *hv'* не может обойти боковой разрез). Что касается рефлексов спереди назад, то они проходят беспрепятственно по пути *h'kv* (встречаются случаи, когда *k* лежит не под вершиной *R.G.*, а выше; в этих случаях рефлексы спереди назад также исчезают).

Если у обезглавленного животного перерезать переднюю половину спинного мозга в *B*, то рефлексы сзади наперед выпадают, так как в этом случае пути *hv'* оказываются нарушенными; напротив, рефлексы спереди назад сохраняются, так как пути *h'v* не повреждаются разрезом. Обратная картина наблюдается при перерезке передней половины спинного мозга в *A*.

Наконец, моя схема согласуется с эффектом разрушения задней половины спинного мозга у обезглавленного животного. Однако остается необъясненным следующий факт: какими способами болевое возбуждение у необезглавленного животного может обходить разрушенное место задней половины спинного мозга? В остальном эти факты находятся в связи с вскользь затронутым мною вопросом Шиффа о ходе дополнительных чувствительных волокон — по Шиффу. Я не рассматриваю свою гипотезу как нечто твердо установленное: она лишь дает возможность ориентироваться в большом количестве фактов и может служить исходным пунктом для дальнейшего исследования нервных путей спинного мозга.

---

* Однако встречаются лягушки, у которых путь *hN* оканчивается в четверохолмии даже выше границы *F*; естественно, что у таких животных эти пути нарушаются уже при обезглавливании по линии *F*.

ДАЛЬНЕЙШЕЕ ДОБАВЛЕНИЕ К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ СПИННОГО МОЗГА ЛЯГУШКИ [18]

В схеме, приведенной в III сообщении «О нервных путях и т. д.» (Zentralbl. 1865, с. 80) заключение о существовании пучка волокон *h'v* [рис. на стр. 540] было сделано на основании данных о поведении обезглавленной лягушки при перерезке у нее передней половины спинного мозга непосредственно под брахиальным утолщением. В настоящее время я располагаю фактами, позволяющими определить распределение этих пучков волокон между боковыми половинами спинного мозга.

1. Действительно, если перерезать спинной мозг лягушки в непосредственной близости от брахиальных корешков, конечно, выше их, то рефлексы в направлении спереди назад и сзади наперед не исчезают. Однако если перерезать также спинной мозг между обоими утолщениями до половины, то оба рефлекса исчезают.

Это служит доказательством того, что волокна *h'v*, подобно волокнам *hv'*, проходят для каждой стороны тела в соответствующей половине спинного мозга, не переходя в другую половину.

2. Перерезка спинного мозга в указанном месте выявляет и другой факт: она разрушает перекрестную связь между кожей и мышцами обеих передних конечностей, так что в этом случае самое сильное раздражение кожи на одной ноге оставляет в полном покое мышцы другой ноги.

Из этого факта следует, что перекрещивающиеся пути передних конечностей лягушки лежат отдельно от соответствующих рефлекторных центров (т. е. должны находиться на другом уровне); именно они заключены в участке спинного мозга между вершиной ромбовидной ямки и брахиальными корешками.

Далее, в связи со своей схемой я высказал предположение, что волокна *hv'* следует, быть может, рассматривать как составную часть путей Шиффа; доказано, что это предположение необосновано.

3. В то время как волокна *hv'* тянутся в соответствующих половинах спинного мозга, не перекрещиваясь, начальные участки путей Шиффа (которые берут начало в коже задних лапок) перекрещиваются в толще поясничного утолщения, не доходя до нижней границы 4-го позвонка, и лишь отсюда пробивают путь в область 4-го позвонка.

Ход пучков волокон *hv'* установлен был прежними опытами; описанное же расположение путей Шиффа выявлено в результате постановки новых опытов.

У нормальной, т. е. не обезглавленной лягушки вырезывается задняя половина спинного мозга соответственно 4-му позвонку. Понятно, что в этих условиях связь между кожей задних лап с головным мозгом осуществляется лишь через пути Шиффа. Тем самым половинная перерезка оставшейся передней части спинного мозга (на протяжении 4-го позвонка) становится равнозначной односторонней перерезке путей Шиффа. Если произвести эту последнюю операцию, например на правой стороне, то самое сильное раздражение левой задней лапы не вызовет никаких движений передней половины животного, в то время как раздражение правой лапы вызовет эти движения.

В заключение можно заметить следующее. Благодаря частому повторению перерезки передней половины спинного мозга я приобрел столь большой опыт в этой операции, что теперь могу точнее, чем я это сделал в III сообщении, описать важнейшие последствия операции на обезглавленной лягушке. a) Перерезка передней половины спинного мозга между 3-м и 4-м позвонками уничтожает у обезглавленной лягушки рефлексы сзади наперед; напротив, рефлексы в обратном направлении сохраняются. b) Перерезка передней половины спинного мозга между 4-м и 5-м позвонками приводит на обезглавленных лягушках к прямо противоположным результатам.

ЗАМЕТКА О ЗАДЕРЖИВАНИИ ОТРАЖЕННЫХ ДВИЖЕНИЙ[19]

Д-р Лео Франц в своей недавно вышедшей диссертации под названием «De vi, quam cerebri irritatio in motus reflexos, Regiom. pruss. . .» («О силе, благодаря которой возбуждение мозга отражается в движении») утверждает, что метод Тюрка решительно непригоден для измерения рефлексов лягушки и что в головном мозгу лягушки не существует механизмов, задерживающих отраженные движения. К первому выводу он приходит, во-первых, на основании опытов с раздражением кожи лягушки концентрированной кислотой — якобы в соответствии с сделанными мной предписаниями (на стр. 18 он так и пишет: «Primo ego quoque methodum Setschenovii adhibens acido sulfurico *concentrato* quale docetur usus sum»). [Вначале я также, употребляя метод Сеченова, пользовался серной кислотой указанной концентрации»]; во-вторых, на основании отрицательных результатов химического раздражения головного мозга и его влияния на рефлексы, вызываемые электрическим раздражением n. ischiadici. На первом утверждении мне нет надобности долго задерживаться: Франц допустил ошибку, не заметив самого существенного в методе Тюрка — применения слабого раствора кислоты. Но и второе его утверждение несостоятельно, хотя в основе его лежат совершенно правильные наблюдения*. Именно Пашутин установил (Сеченов и Пашутин.

* В октябре прошлого года, незадолго до появления критической по моему адресу работы Герцена, я опубликовал в одном русском медицинском журнале («Медицинский вестник», № 42, 1864) небольшую заметку, в которой отмечал, что до сих пор мои исследования относи-

Новые опыты над головным и спинным мозгом лягушки, Берлин, 1865), что раздражение головного мозга не угнетает *обязательных* рефлексов, что оно может даже усилить их; следовательно, электрическое раздражение n. ischiad. затрагивает не только центростремительные пути аппарата, задерживающего движения под влиянием раздражения головного мозга, но и те осязательные механизмы, которые были приведены в действие этим раздражением. Таким образом, опыты Франца могут доказать не более того, что уже доказано было и раньше, а именно: раздражение головного мозга лягушки угнетает не все виды рефлексов, которые могут быть вызваны раздражением кожи.

Наконец, что касается утверждения Франца о преимуществах метода вызывания рефлексов с нервных стволов, то я с этим не согласен и думаю, что сумею доказать непригодность именно этого метода. 1) Каждый знает, что вообще рефлексы гораздо легче вызвать с периферии, чем с нервных стволов; следовательно, в первом случае колебания рефлекторной деятельности легче поддаются наблюдению. 2) Периферические раздражители чувствующих нервов допускают применение естественных раздражителей. 3) Следовательно, при периферическом раздражении

тельно задержания рефлексов ограничивались сферою спинномозговых аппаратов, которые связаны только с нервами спинального происхождения; поэтому мне интересно было видеть, приводит ли раздражение головного мозга также и к угнетению таких рефлексов, которые вызываются возбуждением симпатических нервов. Я выбрал такие рефлексы, как остановка сердца (явление Бернштейна) и движения задних конечностей. Результаты обоих опытов оказались отрицательными, и на этом основании можно было, конечно, заключить, что рефлексы, обусловленные раздражением симпатического нерва, не изменяются под влиянием раздражения головного мозга. С целью проверки я раздражал электрическим током не кожу, а обнаженный n. ischiadicus задней лапы лягушки и затем определял влияние раздражения thalami opt. на вызванные этим путем рефлексы. И в этих опытах задерживания также не наблюдалось.— Все же из этих опытов нельзя с уверенностью сделать вывод, что не существует задерживающих влияний на рефлексы, вызванные раздражением симпатического нерва.

кожи отдельные чувствительные аппараты могут быть исследованы раздельно от других.

Да будет мне в заключение позволено привести один опыт, который может быть вполне пригоден для того, чтобы показать исключительно высокую чувствительность кожи лягушки по отношению к кислоте. Д-р Маркевич, как известно, нашел (Ztschr. f. rat. Med., 1864), что у лягушек, отравленных алкоголем, раздражение лапы, например сильное ее сжимание или щипание, менее действительно, чем раздражение кожи кислотой. Это всегда легко обнаружить, потому что такое состояние примерно совпадает с моментом затухания произвольных движений. Если же теперь в этом состоянии отпрепарировать лягушку, перерезать ей n. ischiadicus в подколенной ямке и раздражать индукционным током, который проходит через кожу животного и приводит мышцы в состояние сильнейшего тетануса, то у лягушки не удастся обнаружить ни рефлексов, ни каких бы то ни было их следов. Если же, напротив, дополнительно раздражается разжиженным раствором кислоты кожа другой ноги, то не только в раздраженной конечности, но и в мышцах туловища появляются сильные рефлекторные движения.

ЗАМЕЧАНИЯ К СТАТЬЕ С. И. МЕЛЬЦЕРА «ТОРМОЖЕНИЕ»[20], ПОМЕЩЕННОЙ В «NEW JORK MEDICAL JOURNAL», 1899

Мое участие в разработке проблемы торможения в центральной нервной системе известно иностранным авторам, повидимому, только по моей первой статье («Физиологические исследования задерживающих механизмов и т. д.», Берлин, 1863), между тем в моих дальнейших работах по этой проблеме сделаны существенные добавления к данным этой первой работы. Это видно из статьи С. И. Мельцера [21], озаглавленной «Торможение» (New Jork Medical Journal, 13, 20a. 27 May, 1899), в которой автор, приводя всю литературу по данной проблеме, цитирует только первую из моих статей. Считая, что полученные мною и не упоминаемые Мельцером факты имеют значение даже и при современном состоянии вопроса, я позволю себе напомнить специалистам эти факты.

В вышеупомянутой работе я пытался, установив факт угнетения спинномозговых рефлексов при раздражении известных отделов мозга, решить вопрос о возможности получения этого угнетения также рефлекторным путем. С этой целью были предприняты опыты с сильным раздражением кожи, а так как такое раздражение вызывает более или менее значительные рефлекторные движения, то пришлось измерять рефлекторную деятельность спинного мозга только после успокоения животного. Уже тогда я указывал на недостатки этого метода, поскольку он позволяет определять только последействие сенсорного раздражения, а не непосредственное действие его на рефлекс. Однако в то время этот недостаток казался мне неясным, так как еще

не существовало систематически проведенных опытов с раздражением чувствительных нервов лягушки, и можно было думать, что раздражение периферического концевого аппарата и соответствующего чувствительного нерва дает одинаковый эффект. По этой причине не было возможности дать определенный ответ на поставленный вопрос.

Этот ответ был дан лишь позднее в моей работе «Об электрическом и химическом раздражении чувствительных спинномозговых нервов лягушки» (Грац, 1868). В этих опытах производилось раздражение седалищного нерва, а не кожи, и рефлексы исследовались или на передней лапе неподвижно фиксированного животного или на локомоторном аппарате свободно сидящего животного*. Приведу здесь некоторые из этих опытов.

I. На обезглавленной лягушке:

а) слабая тетанизация нерва ведет к однократному движению передних конечностей;

б) сильная тетанизация нерва иногда вызывает кратковременное движение передних конечностей, за которым следует несколько секунд покоя и сильное понижение кожной чувствительности во время этого покоя;

в) прекращение тетанизации во время покоя неизменно влечет за собой сильное движение; вместе с тем восстанавливается угасшая кожная чувствительность.

II. На свободно сидящей лягушке без полушарий:

г) слабая тетанизация нерва влечет немедленный прыжок, однако

---

* Наблюдения производились как на обезглавленных животных, так и на животных, у которых путем разреза через зрительные чертоги были удалены полушария. Последние сохраняют неослабленную локомоцию, реагируют на все болевые раздражения локомоторными движениями и в то же время ведут себя при отсутствии раздражений настолько спокойно и неподвижно (в сидячем положении), что на них можно производить все манипуляции, необходимые для раздражения нерва с неменьшим удобством, чем при раздражении моторного нерва нервно-мышечного аппарата.

д) при сильной тетанизации нерва животное сидит спокойно при условии, что с самого начала применялось раздражение нерва максимальной силы; при этом

е) чувствительность передних конечностей к щипанию падает до нуля, и

ж) тотчас по прекращении раздражения лягушка делает прыжок; одновременно восстанавливается угасшая кожная чувствительность.

Опыт «д» и все его последствия получаются еще демонстративнее при химическом раздражении нерва поваренной солью, так как лягушка в состоянии выносить это раздражение в течение многих минут, оставаясь совершенно неподвижной, и это позволяет наблюдать постепенное угасание кожной чувствительности конечностей. Если выждать момент, когда пальцы всех конечностей нечувствительны к сильному сдавливанию пинцетом, что обычно наступает через 4—5 мин., и теперь перерезать нерв над местом его раздражения, то лягушка совершает резкий прыжок, иногда сопровождаемый криком, и кожная чувствительность немедленно восстанавливается*.

Если принять во внимание,

1) что один и тот же нерв при слабом раздражении вызывает движение, а при сильном не вызывает его и

2) что это отсутствие движений отнюдь не основано на перераздражении, т. е. на истощении двигательного нерва, так как прекращение раздражения влечет немедленное сильное движение, то приходится сделать вывод, что в опытах «б» и «д» результат раздражения нерва может быть объяснен только как торможение локомоции и спинномозговых рефлексов, хотя последние должны бы вызываться как раз возбуждением раздражаемого нерва! Что же касается понижения кожной чувствительности, наступающего одновременно с этими эффектами,

---

* Этот опыт, а также опыты со слабым и сильным электрическим раздражением были мною показаны летом 1867 или 1868 г. в Лейпциге в присутствии проф. Дондерса и проф. Людвига. Проф. Энгельман (тогда еще ассистент проф. Дондерса) тоже присутствовал.

то наиболее просто можно объяснить его, допустив, что одностороннего раздражения седалищного нерва уже достаточно для приведения в недеятельное состояние всех рефлекторных аппаратов спинного и продолговатого мозга, тем более что при таком объяснении все последствия раздражения нерва сводятся к одной и той же причине. С другой стороны, это явление можно также объяснить изменением периферического концевого аппарата чувствительных нервов*.

Таким образом, на вопрос о возможности торможения с периферии дается утвердительный ответ: но вместе с тем возникает и новый неразрешенный вопрос.

Дальнейшим шагом в изучении вышеописанных явлений была моя работа «Гальванические явления в продолговатом мозгу лягушки» (Архив Пфлюгера, т. 27). Этот журнал настолько распространен, что я считаю излишним вдаваться в подробности; достаточно будет перечислить те факты, которые относятся к разбираемому нами вопросу.

а) Известно, что лягушки, у которых продолговатый мозг отделен от средних частей мозга, или непрерывно ползают или совершают ряд движений, разделенных нерегулярными паузами и возникающих без каких-либо внешних воздействий.

б) В соответствии с этим продолговатый мозг, извлеченный из позвоночника вместе со спинным и отведенный своей продольной поверхностью и поперечным разрезом к гальванометру, обнаруживает неравномерный ряд спонтанных отрицательных колебаний тока, в основе которых лежит такой же периодический ряд возбуждений.

в) Если отпрепаровать цереброспинальную систему вместе с седалищными нервами и отвести продолговатый мозг, как в предыдущем опыте, к гальванометру, то длительная тетанизация нерва токами такой силы, которые при раздражении блуждающего нерва лягушки ведут к остановке сердца, вызывает вместе

* Что касается торможения, вызываемого из средних отделов мозга, то уже давно доказано, что возбудимость концевых аппаратов чувствительных нервов при этом не страдает: тактильные рефлексы сохраняются.

с первоначально отрицательным колебанием длящееся несколько минут прекращение спонтанных колебаний тока (за все это время покой прерывается одним или двумя весьма слабыми колебаниями).

г) Последействие сильного раздражения также отличается большим постоянством и начинается или тотчас по прекращении раздражения, или через несколько мгновений после него сильным отрицательным колебанием, за которым следует ряд частых небольших колебаний.

д) Наконец, если во время длительной тетанизации нерва, после того как прекратились колебания, раздражать спинной мозг непосредственным действием замыкания нисходящего тока цепи, то спинной мозг оказывается нечувствительным к этому, обычно весьма сильному способу раздражения, и стрелка гальванометра уже не дает никаких отрицательных колебаний.

Отсюда непосредственно вытекает, что в опыте «в» мы имеем аналог опыта с раздражением блуждающего нерва, поскольку в обоих случаях прекращаются периодические возбуждения, возникающие в организме под влиянием раздражения приводящих нервов. При действии вагуса остановка сердца рассматривается как торможение; то же самое следует принять и для соответствующего действия чувствительных нервов на продолговатый мозг, так как и здесь остановку нельзя объяснить перераздражением или истощением моторных центров.

В противоположность этому явления последействия имеют такой характер, как если бы во время торможения происходило накопление энергии в моторных центрах продолговатого мозга, и эта энергия превращается в движения взрывного характера тотчас же, как только прекращен процесс, тормозящий их разряд.

Вместе с тем гальванические явления в цереброспинальной системе совершенно аналогичны явлениям, наблюдаемым на лягушке с удаленными полушариями: спонтанные колебания тока покоя соответствуют насильственным движениям; прекращение тока под влиянием раздражения нервов соответствует

прекращению локомоции. Что же касается того явления, которое мы выше назвали «ослабленной чувствительностью кожи», то здесь мы имеем на отпрепарованной цереброспинальной системе не только аналог в потере чувствительности спинного мозга к прямым раздражениям (опыт «д»), но и объяснение. Этим решается тот вопрос о происхождении потери кожной чувствительности, который был нами поставлен выше.

ОБ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ И ХИМИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЧУВСТВУЮЩИХ СПИННОМОЗГОВЫХ НЕРВОВ ЛЯГУШКИ [22]

§ 1. Предлагаемое исследование было предпринято с целью пополнить огромные пробелы, существующие в наших знаниях относительно влияния электрических и химических раздражителей на спинномозговые чувствующие нервы лягушки. Отношение последних к названным раздражителям могло быть выведено, разумеется, только из деятельности таких аппаратов, которых возбужденное состояние выражается объективными и легко доступными наблюдению признаками. Этой цели соответствуют более прочих отражательные механизмы спинного мозга, соединяющие кожу с рубчатыми мышцами костного скелета, и нервный механизм ходьбы (который для краткости и удобства я буду называть локомоторным аппаратом). Раздражение отражательных спинномозговых механизмов с нерва не представляет в техническом отношении ни малейших трудностей, потому что управляться с обезглавленной лягушкой вообще очень легко. Опыты над локомоторным аппаратом, наоборот, трудны: чтобы видеть его деятельность в чистоте, т. е. не осложненною никакими побочными движениями, животное, очевидно, нельзя привязывать во время раздражений нерва; оставить же лягушку с целой головой на свободе — значит постоянно бороться при опытах раздражения нерва с так называемыми произвольными локомоторными движениями. Мне удалось, как читатель увидит ниже, обойти последнюю трудность, и через это я получил возможность наблюдать действие раздражения с нерва на двух различных нервных аппаратах. Последние слова, разумеется, нужно понимать не в том смысле,

что между локомоторным аппаратом нормальной лягушки и отражательными спинномозговыми механизмами обезглавленной не существует никакой связи — в обсуждение вопроса о взаимном отношении их я входить в настоящее время не намерен, — мои слова относятся лишь к различию центральных частей обоих механизмов, т. е. к локомоторным и отражательным центрам, а различие между ними, конечно, известно всякому.

В этом смысле и следует понимать мои слова, когда впоследствии будет говориться ради краткости о сходствах и различиях локомоторного и отражательного аппаратов.

I

ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ ЧУВСТВУЮЩИХ СПИННОМОЗГОВЫХ НЕРВОВ ЛЯГУШКИ

§ 2. В новейшей физиологической литературе существует единственное систематическое исследование по поводу отношения чувствующих спинномозговых нервов лягушки к электрическому раздражению, да и оно разбирает вопрос только для одного частного случая. Это есть исследование проф. Пфлюгера «Über die elektrischen Empfindungen» (Unters. aus d. phys. Labor. zu Bonn. Berl., 1865). Названный исследователь имел задачей проверить на чувствующем нерве установленные им законы возбуждения двигательного нерва (Zuckungsgesetz) гальваническим током и потому ограничился в своем исследовании только этой формой электрического раздражения; притом он производил опыты исключительно на лягушках, отравленных стрихнином и привязанных, так что в результате раздражений получились лишь тетанические вздрагивания.

Мои цели, как замечено выше, другие: я изучаю сравнительно возбуждение двух нервных аппаратов, локомоторного и отражательного, под влиянием электрического раздражения вообще и, следовательно, должен по возможности разнообразить способы раздражения. Понятно поэтому, что в круг моих исследований вошли действия как гальванических, так и индукционных токов.

Все мои опыты производились по совершенно понятным причинам только на седалищном нерве, под двумя главными условиями: на животных с сохраненным в целости локомоторным аппаратом и на обезглавленных лягушках. Опыты первого рода было бы, конечно, лучше делать на нормальных животных, но вследствие высказанных выше неудобств, я предпочел отрезывать лягушкам полушария и думаю, что эта операция нисколько не повредила моей цели. Животное с отнятыми полушариями сохраняет локомоторную способность, насколько это можно заключать из внешних эффектов раздражения кожи, *в неослабленной степени* и реагирует с виду на все внешние болезненные влияния совершенно как нормальное животное (даже криками); но в то же время лягушка с отнятыми полушариями остается вне раздражения до такой степени покойной и неподвижной (в сидячем положении), что обращаться с ней ради раздражения нерва столько же легко, как с двигательными нервами нервно-мышечного препарата (stromprüfender Schenkel).

На основании сказанного, кровавые операции, предшествующие раздражению нерва, принимают в моих опытах следующую форму: лягушке отрезываются полушария (разрезом через зрительные чертоги), или весь головной мозг тотчас под 4-м желудочком; затем с одной стороны обнажается вместе с седалищным нервом бедренная артерия и перевязывается как можно выше *, нерв же перерезывается в подколенной впадине и отпрепаровывается по всей длине бедра; после этого производится ампутация последнего (как можно выше) с широким лоскутом кожи, чтобы прикрывать оставшийся в связи со спинным мозгом нервный ствол и всю вообще бедренную рану. При этом способе покрышки нерв почти нисколько не теряет чувствительности в течение 24 часов.

После этих операций животному следует дать отдых минут в 5—10. Срок этот, по моим наблюдениям (выведенным из чувствительности кожи лапок к щипкам пинцетом), совершенно

* Эту операцию никогда не следует опускать, потому что кровяные потери имеют огромное влияние на раздражительность нервных центров.

достаточен, чтобы лягушка оправилась от потрясения, и потому раздражение нерва во всех моих опытах производилось тотчас по истечении означенного срока.

Лягушки с отнятыми полушариями могли быть исследованы только в сидячем положении, потому что они не переносят свободного лежанья на спине; те же, которым отрезывался весь головной мозг, исследовались и в сидячем и в лежачем положении; последнее (брюхом кверху) необходимо в тех случаях, если хотят наблюдать отраженные движения в передних конечностях. Лягушек с отнятыми полушариями я буду называть для краткости лягушками *A*, а обезглавленных—лягушками *B*.

Далее я должен заметить, что все мои опыты производились исключительно на R. esculenta и что я употреблял в дело исключительно свежепойманных и здоровых животных.

Наконец, в заключение позволяю себе обратить внимание читателя на те трудности, которые представляют опыты раздражения чувствующего нерва в сравнении с соответствующими опытами на двигательных нервных стволах. В нервно-мышечном препарате эффект данного раздражения нерва зависит в сущности от трех условий: от свойства раздражителя, от возбудимости раздражаемого места нерва и от раздражительности мышцы. Все эти факторы находятся, так сказать, во власти наблюдателя, потому что он может в любую минуту исследовать их состояние отдельно друг от друга. В нервных же аппаратах, с которыми мы теперь будем иметь дело, условия данного эффекта, во-первых, несравненно сложнее, во-вторых, центральные части наших механизмов мало или даже вовсе недоступны для наблюдателя. Неудивительно поэтому, что результаты опытов над чувствующим нервом (и это относится преимущественно к эффектам слабых раздражений) не представляют того постоянства, которым так резко отличаются соответствующие явления на двигательном нерве нервно-мышечного препарата. — Результаты эти выведены лишь из большого числа опытов.

Действие гальванических токов

Раздражающий аппарат: различное число элементов; не поляризующиеся электроды; столб жидкости, как реостат; извращатель тока.

Для избежания повторений уже известного, замечу сразу, что каждый раз, как мне случалось встречаться с явлениями, которые должны быть сведены на Пфлюгеровский закон возбуждения двигательного нерва, я постоянно находил подтверждение показаний проф. Пфлюгера, заключающихся в упомянутом выше сочинении.

§ 3. Первое действие слабых гальванических токов выражается как на лягушках A, так и на животных B, легкими и отрывистыми вздрагиваниями мышц при замыкании цепи. Эффект этот наступает (на лягушках B несколько раньше, чем на A) уже при таких силах тока, которые вызывают в нервно-мышечном препарате Пфлюгеровский столбняк при действии на нерв в нисходящем направлении. Всего легче вздрагивают рефлекторно—и эта последовательность остается одинаковой для лягушек A и B — остатки ампутированных бедренных мышц, за ними следуют мышцы передней конечности раздражаемой стороны, потом мышцы нетронутой задней конечности; всех туже возбуждаются с седалищного нерва мышцы передней конечности, лежащей накрест с этим нервом.

Если сравнить на одной и той же лягушке наименьшие силы тока, которые вообще необходимы, с одной стороны, для возбуждения (с нерва) рефлекторного вздрагивания, а с другой, для возбуждения двигательного нерва нервно-мышечного препарата, то оказывается, что двигательный нерв вообще несколько чувствительнее чувствующего. Это вытекает уже и из того обстоятельства, что наложением свободного конца чувствующего нерва на продольный и поперечный разрез мышцы нельзя вызвать рефлекторное вздрагивание.

§ 4. Гальванические токи, усиленные за те пределы, которые тетанизируют двигательный нерв, вызывают в наших аппаратах

при замыкании и размыкании цепи уже не вздрагивания мышц, а следующие явления: лягушки *A* делают один или целый ряд прыжков; лягушки *B* (эти должны лежать на спине) представляют рефлекторные движения целых конечностей (всего сильнее в передней конечности раздражаемой стороны). Движения эти имеют явственно тетанический характер и продолжаются по замыкании тока несколько секунд.

§ 5. Замыкания и размыкания более сильных токов (даже за пределы *сильных токов*, в смысле Пфлюгеровского закона возбуждений нерва) не представляют уже ничего нового. Одно только обстоятельство бросается в глаза на лягушках *B*: их замыкательные и размыкательные рефлекторные движения становятся с усилением раздражающего тока до известной степени сильнее, но зато менее тетаничны, чем соответствующие движения от более слабых токов, описанные в предыдущем параграфе.

§ 6. Если раздражающий ток, приложенный к нерву, усиливать постепенно от нуля, то можно дойти до значительных сил его, не вызвав ни малейшего движения ни в лягушках *A*, ни в животных *B*.

Это явление, с одной стороны, вполне согласно с основным законом Дюбуа относительно электрического возбуждения двигательного нерва; но вместе с тем оно указывает на важное различие между нервно-мышечным препаратом и отражательно действующими механизмами, так как на последних не получается явления, соответствующего Пфлюгеровскому столбняку.

Отсутствие этого явления на локомоторном и отражательном аппарате объясняется, по моим наблюдениям, тем обстоятельством, что всякое продолжительное раздражение, падающее на наши механизмы, как бы слабо оно ни было, влечет за собою значительное изменение их раздражительности.

В пользу этого мнения говорят, с одной стороны, ясные намеки на существование отражательного Пфлюгеровского столбняка, заключающиеся в описанном выше отношении чувствующего нерва к слабым и средней силы токам (см. §§ 4 и 5);

с другой стороны, чрезвычайно быстрое ослабление в чувствующем нерве способности отвечать на колебания поляризующего тока рефлекторными движениями, если ток этот действовал на нерв непрерывно в течение некоторого времени. Так, если действующий на чувствующий нерв (лягушки *B*) гальванический ток любой силы и любого направления прерывать через минуту по разу (между всяким размыканием и замыканием тока необходима пауза в несколько секунд, и тем бо́льшая, чем сильнее ток, иначе происходит суммирование раздражений; см. ниже) и если первое замыкательное или размыкательное движение было сильно, то второе соответствующее движение уже наверное слабо, третье еще слабее и т. д.

Явления эти объясняются в значительной степени известным законом Розенталя относительно изменения раздражительности двигательных и чувствующих нервных волокон под влиянием гальванических токов; я полагал, однако, что здесь играют роль и другие моменты, потому что при равных условиях падение раздражительности в отражательном механизме идет несравненно быстрее, чем в нервно-мышечном препарате.

§ 7. При действии на чувствующий нерв лягушек *A* и *B* ряда быстро следующих друг за другом замыканий и размыканий гальванического тока получается новый ряд явлений, заключающийся в повышении раздражительности наших аппаратов и в суммировании двигательных эффектов отдельных возбуждений. То и другое можно видеть особенно ясно на лягушках *B*, действуя на их чувствующий нерв такими силами тока, которых отдельные замыкания и размыкания оставляют животное в покое. Если такой ток перерывать, например, раз 60 в минуту, то появляющееся через несколько размыканий первое вздрагивание бывает обыкновенно слабо и ограничивается немногими мышцами, второе, третье и дальнейшие становятся все сильнее и распространеннее; наконец — появляется движение целой конечности. На лягушках *A* явление имеет следующую форму: если отдельные замыкания и размыкания тока оставляют животное в покое, то ряд их обращает животное в бегство.

Предел суммирования эффектов отдельных возбуждающих ударов во времени (т. е. как часто должны следовать друг за другом удары данной силы и направления, чтобы вообще было возможно суммирование их эффектов) определить на наших аппаратах невозможно с такой точностью, с которой этот вопрос решен Бецольдом для блуждающего нерва и сердца. Во всяком случае, лягушки *А* для этой цели удобнее обезглавленных животных, потому что начало скачка, как отрывистого акта, выступает резче, чем момент слияния отдельных вздрагиваний в движение целой конечности. Из немногих опытов, произведенных мной в этом направлении, привожу следующий крайний случай.

Слабый восходящий ток, которого отдельные замыкания и размыкания оставляют лягушку *А* в покое; метроном, включенный в цепь в качестве прерывателя тока, бьет 26 раз в минуту, дает, стало быть, 13 замыканий и столько же размыканий в минуту.

При первой пробе животное сделало скачок через 22 удара; при второй — через 28; при 3-й — через 26; при 4-й — через 32 удара.

Эти опыты требуют, впрочем, дальнейшей разработки и сто̀ят ее, потому что путем их, вероятно, будет возможно установить способ к измерению свойства нервных центров суммировать отдельные возбуждения под влиянием различных условий.

Усиление тока или учащение перерывов в данную единицу времени ведет за собою при прочих равных условиях скорейшее наступление суммирования. Что же касается до максимального эффекта данного ряда электрических ударов, каковым следует считать a priori отражательный столбняк всего тела, относительно этого вопроса см. §§ 13 и 14.

§ 8. Последнее явление, получающееся при действии гальванических токов на чувствующие нервы, относится к чувствительности кожи. Она выражена, впрочем, совершенно ясно только на лягушках *А* и то лишь под влиянием сильных

токов в смысле Пфлюгеровского закона сокращений (Zuckungsgesetz). При этом условии явление наше замечается тотчас по замыкании цепи и заключается в значительном ослаблении чувствительности кожи лапок к щипкам пинцетом. Опыт лучше всего делать так: лягушке *A* отпрепаровываются оба седалищных нерва и ампутируются оба бедра; при этом условии животное можно заставить лежать неподвижно на спине, хотя в начале действия тока на нерв лягушку все-таки следует попридержать несколько рукой. Пробное щипание лапок перед раздражением нерва и во время оного и дает описанное явление. При этом легко убедиться, что восходящие токи угнетают чувствительность кожи сильнее нисходящих. О смысле этого явления речь будет ниже, теперь я замечу лишь следующее: не следует думать, что угнетение чувствительности кожи зависит от распространения электротонического движения на спинной мозг и от вытекающего отсюда угнетения раздражительности последнего, — против этого говорит уже отсутствие или, по крайней мере, очень незначительная степень угнетения чувствительности на обезглавленных животных и потом бо́льшая действительность восходящих токов.

Действие индукционных токов

§ 9. Ввиду значительной чувствительности локомоторного и отражательного аппаратов к замыканиям слабых гальванических токов, мало уступающей соответствующей чувствительности двигательного нерва, мы встречаемся не без удивления с тупостью чувствующего нерва к отдельным индукционным ударам. На свеже оперированных лягушках *A* и *B** оказываются

* По истечении 2—3 часов после кровавой операции в лягушках *A* и *B* развивается постепенно состояние (вероятно, патологическое) усиленной раздражительности, длящееся более 12 часов. В этом состоянии лягушки *A* очень удобны для демонстрации рефлекторных вздрагиваний при раздражении нерва отдельными индукционными ударами. — При каждом замыкании и размыкании цепи первичной спирали, все тело их, так сказать, подпрыгивает кверху, а между тем лягушки остаются в сидячем положении.

иногда недействительными такие силы отдельных ударов, при которых ряд последних (т. е. если пустить в ход молоточек индукционного аппарата Дюбуа) вызывает в кончике языка сильное щекотание. Эта тупость рефлекторно действующих аппаратов указывает на то, что центральные части их (т. е. локомоторные и отражательные центры) значительно менее подвижны, чем мышцы.

Первое действие отдельных индукционных ударов проявляется обыкновенно (но не всегда) в форме отраженных вздрагиваний; с усилением ударов вздрагивания эти переходят в прыжки у лягушек *A* и в отраженные движения у животных *B*.

§ 10. Суммирование эффектов отдельных ударов, конечно, существует и здесь. Явления эти выходят с индукционными ударами даже несравненно резче, чем с замыканиями и размыканиями гальванических токов. Так, если чувствующий нерв лягушек *A* и *B* раздражать сначала отдельными ударами наименьшей силы, способными вызывать движения, и затем определить наименьшие силы токов, при которых непрерывный ряд индукционных ударов (т. е. когда молоточек пущен в ход) возбуждает рефлекторно действующие аппараты к деятельности, то разница в положении вторичной спирали относительно первичной оказывается для обоих случаев чрезвычайно значительной. И причина этому заключается в том, что чувствующий нерв, будучи очень нечувствительным к отдельным индукционным ударам, относится к ряду их почти как двигательный.

§ 11. Явления, к описанию которых я перехожу теперь, суть продукты продолжительного раздражения чувствующих нервов лягушек *A* и *B* индукционными токами переменного направления. Явления эти, к сожалению, так сложны и до такой степени изменчивы во внешнем характере, что в настоящее время их трудно даже с точностью описать, не только что анализировать. Я считаю уже большим счастьем, что мне удалось после больших трудов фиксировать (т. е. сделать постоянными) хоть несколько моментов из этих сложных явлений.

Поэтому прошу смотреть на последующее описание и разбор их, как на первый шаг в деле обработки очень трудного предмета.

Действуя на чувствующий нерв рядом индукционных ударов, не трудно заметить, что внешний характер явлений как на лягушках *A*, так и на животных *B*, в высокой степени зависит от силы раздражения; стало быть, прежде всего следует установить те силы токов, при которых явления претерпевают *постоянно* типические изменения в их внешнем характере. Эти силы остаются, к счастью, для соответствующих изменений явлений на лягушках *A* и *B* одинаковыми, так что последующее описание их относится к обоим случаям разом.

Слабое раздражение в моих опытах дано такими токами, которые только что начинают возбуждать (с чувствующего нерва) оба аппарата к деятельности.

Нижняя граница сильного раздражения дана силами токов, которые вызывают в верхушке языка наблюдателя сильное, но еще не болезненное щекотание*. Кверху сильное раздражение ограничивается лишь нарастающею возможностью ветвления тока с нервного ствола на тело и возможностью однополюсных возбуждений.

Раздражение средней силы заключено, конечно, в пределах между предыдущими. Характеристические эффекты, свойственные этому раздражению, падают, однако, не на такие силы токов, которые лежат посредине между сильными и слабыми, а соответствуют силам токов, лежащим очень близко к слабым. Впрочем, понятно, что с усилением раздражения средней силы эффекты его должны постепенно переходить в эффекты сильного раздражения.

Я начинаю с явлений на лягушках *B*.

Наиболее удобный объект для изучения их представляет животное, обезглавленное тотчас под 4-м желудочком с отпре-

* Эти силы токов употребляются, как известно, при вивисекциях для раздражения нервов (например, бродящего ствола), если хотят сразу получить maximum возбуждения.

парированными с обеих сторон седалищными нервами. Такое животное кладется на спину и укрепляется в этом положении двумя булавками (одна — в кончик морды, другая — к окружности заднего прохода). При этом условии передние конечности остаются совершенно свободными, и в них можно наблюдать малейшее движение.

а) Слабое раздражение ведет непосредственно за собою или одинокое летучее движение обеих конечностей, или такое движение с последующим рядом мышечных вздрагиваний, которые продолжаются несколько секунд. За этим наступает покой, как бы долго ни раздражался нерв. Движение заключается в вытягивании конечностей и опускании их книзу (в направлении к задним конечностям).

в) Среднее раздражение ведет непосредственно за собою сильное движение обеих передних конечностей, происходящее обыкновенно в том же направлении, как и в предыдущем случае. Часто случается, однако, что рядом с опускателями рук сокращаются их антагонисты подниматели, тогда вытянутая рука принимает положение, наклонное к горизонту. Движение имеет ясно выраженный тетанический характер, длится, однако, не долго (опять несколько секунд) и переходит, как в предыдущем случае, в совершенный покой. Если раздражение продолжается и теперь, то по истечении некоторого времени (иногда по истечении 1—2 мин.) в теле развивается особенно характерное двигательное состояние, как будто в него врывается тетаническая волна. Волна эта берет начало с остатков ампутированных мышц, распространяется постепенно на брюшные мышцы, а отсюда переходит на передние конечности. Достигши последних, она возбуждает иногда прежде всего подниматели рук, чаще опускатели и разгибатели, или обе мышечные группы разом, а всегда кончается сильным столбняком конечностей в вытянутом положении (перечислить все возможные вариации в положении обеих конечностей нет возможности, да это было бы пока и излишне). До этого момента включительно эффекты раздражения средней силы имеют на

всех лягушках *B* одинаковый (описанный) характер; поэтому я и называю описанный ряд явлений характеристическим эффектом раздражения средней силы. Если последнее продолжается за пределы вторичного столбняка, то у некоторых, особенно раздражительных лягушек появляются новые движения, и опять-таки с перемежающимся характером. Перемежки между покоем и движением становятся, однако, чрезвычайно неправильными, и самое направление движений бывает до крайности беспорядочно.

На этом основании я буду впоследствии описывать эффект раздражения средней силы таким образом, как будто бы он состоял только из двух двигательных фаз; при этом нужно помнить, однако, что такое сокращение явления делается ради удобства — в действительности же эффект разбираемого раздражения заключается в перемежающемся ряде движений, отдельные фазы которых носят правильный характер только в начале явления.

При усилении раздражения средней силы промежуток покоя между первыми двумя двигательными фазами постепенно укорачивается до полного исчезания. Самые же движения удерживают прежний характер как относительно направления, так и силы, т. е. 2-я фаза продолжает быть сильнее 1-й. Начинает, впрочем, выступать и следующий новый момент: чем сильнее раздражается нерв, тем вернее можно рассчитывать на тетаническое поднимание рук в начале второй двигательной фазы; столбняк рук в вытянутом книзу положении появляется уже вслед за этим подниманием. Если принять во внимание, что в 1-й двигательной фазе подниматели и опускатели рук возбуждаются обыкновенно разом, а во 2-й, и особенно при более сильном раздражении нерва, они приходят в деятельность отдельно друг от друга, то естественно рождается мысль, что усиление нервного раздражения ведет за собою вообще условия к раздельной деятельности обеих антагонистических мышечных групп.

c) Под влиянием с и л ь н о г о р а з д р а ж е н и я чувствующего нерва первая двигательная фаза исчезает. Вместо

нее получается или чрезвычайно незначительное и летучее движение конечностей, за которым следует покой всего тела в течение нескольких секунд, или же явление прямо начинается со 2-й фазы в форме тетанического поднимания рук, за которым следует столбняк их в вытянутом книзу положении. Исчезание первой фазы происходит не оттого, что она сливается со второю или принимает характер последней, а зависит от угнетения движения, составляющего первую двигательную фазу. В этом легко убедиться следующим опытом: если раздражение нерва прервать в самом начале периода покоя, то отголоском раздражения всегда получается более или менее ясно выраженное тетаническое опускание рук книзу (иногда очень сильное). Ниже (см. явления в «с'»*) мысль эта будет доказана, впрочем, еще яснее; теперь я замечу только, что описанный ряд явлений остается в сущности одинаковым для всех степеней сильного раздражения нерва, т. е. в начале его всегда получается почти совершенное угнетение 1-й двигательной фазы с последующим более или менее быстрым наступанием 2-й.

Сильное раздражение чувствующего нерва всегда ведет за собою вслед за началом раздражения сильное ослабление чувствительности кожи лапок к щипкам пинцетом. Явление это при продолжающемся раздражении, однако, почти всегда быстро исчезает. Верно только то, что если раздражение прерывается тотчас по окончании вызванного им движения, то чувствительность кожи очень быстро восстановляется.

Эффекты продолжительного раздражения чувствующего нерва индукционными токами я наблюдал также на задней конечности лягушек, обезглавленных между 3-м и 4-м позвонком (также между 4-м и 5-м). На этом объекте явления представляют, с одной стороны, еще более сложности, потому что здесь колебания в характере движений следуют друг за другом значительно быстрее, чем в описанном выше случае. Впрочем, если делать много опытов, то нельзя не придти к заключению,

* См. стр. 570. — *Ред.*

что ход явлений в сущности одинаков для передних и задних конечностей.

Если лягушка, обезглавленная между 3-м и 4-м позвонком, находится в сидячем положении с подтянутою (согнутою во всех сочленениях) заднею конечностью, то слабое раздражение седалищного нерва противоположной стороны (при раздражении лягушку необходимо держать рукою, иначе нерв постоянно соскакивает с электродов, вследствие движений животного) вызывает обыкновенно одиночное вытягивание конечности. Раздражение средней силы дает вначале то же самое, но за коротким периодом покоя, последующим за 1-й двигательной фазой, является целый ряд периодически перемежающихся сгибаний и вытягиваний задней ноги. На некоторых животных эта 2-я двигательная фаза состоит из одного только сгибания и разгибания, на других — из нескольких таких периодов. В последнем случае периоды движений (т. е. сгибание + разгибание) следуют друг за другом с продолжением раздражения все чаще и чаще и переходят, наконец, в продолжительное тетаническое вытягивание задней ноги. Этот столбняк есть неизбежный конечный член явлений при всяком раздражении нерва средней силы. Сильное раздражение нерва дает вначале слабое движение конечности (иногда нога успевает вытянуться лишь наполовину), затем покой с мелкими мышечными вздрагиваниями, наконец, слабые признаки 2-й двигательной фазы и конечный столбняк в вытянутом положении. Бывают, впрочем, и такие случаи, где конечный столбняк не происходит, тогда легко заметить на рефлекторном аппарате признаки истощения.

Сравнивая между собою случаи отраженного возбуждения передних и задних конечностей, легко заметить, что и там и здесь получается: а) одиночное движение при слабом раздражении; в) перерывистое движение — при среднем и с) почти полное угнетение 1-й двигательной фазы с сохранением 2-й при сильном раздражении.

Опыты на лягушках *A* делались двояким образом: ради сходства внешних условий с опытами, описанными в a, b, c,

на лягушках, с отпрепарованными обоими седалищными нервами, укрепленных посредством булавок в лежачем положении брюхом кверху; и на лягушках *A* в свободном сидячем положении с отпрепарованным одним седалищным нервом.

Первый ряд опытов дал следующие общие результаты: общий ход явлений остается тот же, как и на лягушках *B*, т. е. и теперь слабое раздражение дает одиночное движение, среднее — две двигательные фазы с промежутком покоя, а сильное—угнетение 1-й фазы с сохранением 2-й; рядом с этим замечаются, однако, и большие различия между лягушками *A* и *B*.

1) Первая двигательная фаза при слабом и среднем раздражении состоит из целого ряда движений, изменяющихся по направлению самым разнообразным образом (конечно, вследствие возбуждения локомоторных центров); некоторые из этих движений принимают под влиянием среднего раздражения по временам тетанический характер.

2) Столбняк рук в вытянутом положении, заканчивающий 2-ю двигательную фазу, хотя и существует на лягушках *A*, но часто прерывается движениями другой формы.

3) Прерывание сильного раздражения в начале периода покоя ведет за собою обыкновенно не вытягивательный столбняк рук, а перемежающийся (локомоторный) ряд движений их.

4) Чувствительность в коже лапок значительно ослабевает уже под влиянием раздражения средней силы.

Общий характер явлений остается без изменения и на лягушках *A*, исследуемых в свободном сидячем положении, но здесь явления получают совершенно особенную физиономию.

a′) Слабое раздражение вызывает скачок. Если животное держать при начале раздражения рукою, то усилия к избежанию его чувствуются лишь в первые мгновения.

b′) Раздражение средней силы действует вначале, как предыдущее. Если животное держать рукою, то попытки к избежанию раздражения оказываются более сильными и более продолжительными; движения эти, однако, вскоре исчезают, так что лягушка остается спокойной, несмотря на продолжающееся

раздражение. В течение этого периода покоя легко бывает убедиться в значительном ослаблении чувствительности кожи ее лапок. Вскоре, однако, животное снова делается беспокойным, как будто раздражение причиняет ему боль и оно мало-помалу собирается уйти от него. Если лягушку предоставить самой себе, то она, действительно, приводит в исполнение этот план, отодвигаясь от электродов до тех пор, пока нерв не соскользнет с одного из них; как только это случалось, лягушка делала прыжок. Если же ее держать рукою в то время, как она во второй раз собирается уйти от раздражения, то вместо локомоторных движений на задней конечности замечается ряд периодически перемежающихся сгибаний и разгибаний, совершенно в той форме, как описано было выше. Некоторые из разгибаний имеют иногда тетанический характер, но движения никогда не переходят в разгибательный столбняк.

c′) При сильном раздражении, если оно падает на нерв с самого начала с полною силою (ради этой цели молоточек индукционного аппарата следует пустить в ход раньше, чем нерв наложен на электроды, и попридержать его пальцем во время последней операции), лягушку нет надобности держать рукою: она остается неподвижной и оставаясь на свободе (только в самом начале раздражения она как будто вздрагивает). Если раздражение прервать в начале периода покоя, то лягушка делает скачок. Если же раздражение продолжается, то в животном развивается постепенно попытка уйти от него, как в предыдущем случае. Если, наконец, животное держать при этом рукою, то получаются слабые намеки на периодические сгибания и разгибания задней конечности. Столбняка не бывает и теперь. Чувствительность кожи угнетена вполне с самого начала раздражения.

Итак, эффекты продолжительного раздражения чувствующего нерва, поскольку они заключаются в определенной перемежке между движением и покоем, оказываются в основных чертах одинаковыми на лягушках *A* и *B*. Существующие между обоими случаями различия сводятся в сущности на следую-

щее: у лягушек *A* наступает вообще легче ослабление кожной чувствительности, а у лягушек *B* — так называемый общий разгибательный столбняк.

§ 12. Обозревая весь ряд описанных до сих пор фактов, не трудно заметить, что они распадаются на две категории: чисто двигательные явления и изменения раздражительности в сфере локомоторного и отражательного аппаратов, сопровождающие движения. К последней категории относятся по преимуществу явления, описанные в предыдущем параграфе. Сначала я буду говорить о двигательных явлениях.

Если принять во внимание, что нервно-мышечный препарат составляет лишь часть локомоторного и отражательного аппаратов и что двигательные явления на последних были вызваны теми же способами, какие употреблялись при раздражении двигательного нерва, то понятно, что двигательные явления на наших аппаратах возможно сравнивать с соответствующими явлениями на нервно-мышечном препарате. Понятно далее, что из этого сравнения, кроме непосредственных, могут вытекать еще дальнейшие заключения, если принять, что чувствующий нерв относится к электрическому раздражению совершенно так же, как двигательный. Через это получается именно возможность относить к нервным центрам все те различия, которые замечаются между нашим механизмом и нервно-мышечным препаратом по отношению к нервному раздражению. Насколько, однако, мысль о тождественности отношения двигательных и чувствующих нервных волокон к электрическому раздражению соответствует действительности, решить в настоящее время нельзя; возможно утверждать только следующее: на основании всех приведенных мною до сих пор фактов мысль эта скорее выиграла, чем проиграла в деле вероятности.

С развитых таким образом точек зрения из описанных явлений можно вывести следующие заключения:

1) Основной закон Дюбуа-Реймона для электрического возбуждения двигательного нерва имеет значение и для со-

ответствующего рефлекторного возбуждения локомоторного и отражательного аппаратов с чувствующих спинномозговых нервов.

2) Отражательные и локомоторные центры далеко не столь подвижны, как мышцы; зато они обладают в высокой степени способностью суммировать действующие на них отдельные толчки *.

3) В основе этой способности, очевидно, лежит свойство нервных центров сохранять некоторое время подействовавшие на них толчки в скрытой форме (см. § 7). Если отдельные возбуждения или настолько слабы, или настолько коротки, что не в силах вызвать отраженных движений, то эффекты их бывают абсолютно скрытыми в двигательном отношении, в противном случае толчки сохраняются по прекращении движения в форме положительных следов. Обе эти формы скрытого возбуждения следует считать в сущности одинаковыми, потому что обе ведут за собою повышение раздражительности в сфере отражательного и локомоторного аппарата.

4) Дальнейшая разница между нервно-мышечным препаратом и нашими аппаратами заключается в том, что первый реагирует на короткие электрические удары (например, индукционные) по нерву всегда отрывистыми мышечными сокращениями (так называемыми вздрагиваниями), тогда как последние отвечают сначала тоже вздрагиваниями, а при известных силах тока — *координированными движениями*. Последнее обстоятельство легко объяснить свойствами нервных центров, упомянутыми в предыдущем заключении, если принять, сверх того, что системы координированных между собою двигательных центров устроены таким образом, что препятствия к возбуждению в сфере самой системы, т. е. от одного члена к другому, несравненно меньше тех, которые представляет целая система всякому возбуждению извне через

* Эти и все последующие заключения имеют значение лишь под условием тождественного отношения чувствующих и двигательных нервных волокон к электрическому раздражению.

посредство чувствующего нерва. Я придерживаюсь, как читатель видит, мнения, что отрывистые толчки возбуждают координированные и рефлекторно действующие системы всегда из одной только точки. Последовательность мышечных сокращений в отраженном координированном движении можно было бы, конечно, объяснить и иначе, приняв, что отдельные члены координированной системы возбуждаются не одновременно, а друг за другом извне, вследствие неравенства величин сопротивлений, представляемых ими к возбуждению извне. Но в этом воззрении есть одна очень слабая сторона: будучи доведена до крайности, она ведет к совершенному отрицанию межцентренного проведения возбуждений, которое без всякого сомнения существует.

5) Если координированная система приведена в действие толчками менее отрывистыми, чем индукционные удары, каковы, например, замыкания и размыкания гальванического тока, то в координированное движение, очевидно, должен вмешиваться тетанический момент, что и бывает на самом деле.

6) При раздражении седалищного нерва отдельными электрическими ударами мышцы приходят в деятельность в следующем порядке: 1) portio abdominal. m. pectoralis (по Эккеру, или m. abdomino-humoral. по Дюжé) раздражаемой стороны (эта мышца тянет руку книзу); 2) m. triceps brachii (разгибатель руки в локтевом сочленении) той же стороны; 3) m. triceps femoris (разгибатель ноги в коленном сочленении) на стороне, противоположной раздражению. Стало быть, первый эффект нервного раздражения выражается опусканием книзу вытянутой руки раздражаемой стороны и разгибанием ноги—противоположной.

7) Отраженные вздрагивания происходят в обезглавленных животных вообще легче, чем в лягушках с отнятыми полушариями, но порядок, в котором появляются мышечные сокращения одно за другим, остается в обоих случаях одинаковым. Первая половина явления, очевидно, родственна общеизвестному факту усиления отраженных движений при обезглавлении животного и должна быть сведена на одинаковые

причины с этим последним усилением. Что же касается до второй половины явления, то она дает повод думать, что при слабом раздражении чувствующего нерва первые отраженно-двигательные эффекты в теле лягушки происходят лишь под влиянием спинного мозга, без участия головы.

§ 13. Теперь я перехожу к разбору явлений, полученных путем продолжительного раздражения чувствующего нерва индукционными токами. Только что выше было сделано замечание, что в лягушках *A* спинномозговой отражательный аппарат возбуждается, вероятно, уже при слабых раздражениях нерва. Тем с большей вероятностью следует ожидать этого для случая более сильных раздражений. Но отсюда вытекает с необходимостью, что эффекты нервного раздражения следует разобрать сначала на лягушках *B*.

Разбору явлений, описанных в a, b и c, следует предпослать следующие два положения:

чувствующий нерв как проводник относится к электрическому раздражению совершенно так же, как двигательный;

центральные образования спинного мозга, связывающие чувствующие нервные волокна с двигательными, имеют исключительно отражательную природу; другими словами, они обладают лишь способностью переносить возбуждения с чувствующих волокон на двигательные.

Легко понять, что первое положение необходимо уже на том основании, что без него нет возможности отделить понятия о центре и проводнике друг от друга. Что же касается до второго, то оно должно быть положено в основу анализа на том основании, что положение это, отличаясь простотой, заключает в себе в то же время всё, что до сих пор известно положительного о спинномозговых центрах. При анализе явлений следует постоянно стремиться объяснить их с точки зрения изложенного положения, и только в случае, если оно недостаточно для объяснения их, позволительно прибегать к новым гипотезам.

1) Эффект слабого раздражения нерва, состоящий из одинокого непродолжительного движения, объясняется всего проще предположением, что возбудимость отражательного центра, приведенного в деятельность, чрезвычайно быстро падает. В пользу такого предположения существуют даже две аналогии: например, ощущения при возбуждении глаза светом и явления в сфере дыхательных центров, раздражаемых кровью.

2) Между эффектами нервного раздражения средней силы требуют объяснения следующие моменты: α) направление движения в первой двигательной фазе, усиление и удлинение ее при усилении раздражения, наконец, исчезание 1-й двигательной фазы; β) значение промежутка покоя для обеих фаз движения; γ) отношение двигательных фаз друг к другу.

α) В параграфе 12 (см. заключение 6) мы видели, что с седалищного нерва всего легче возбуждаются опускатели и разгибатели рук; этим и объясняется преобладающее направление движения, характеризующее первую двигательную фазу. Впрочем, с опускателями и разгибателями рук возбуждаются нередко и подниматели передних конечностей (при этом сокращаются верхние пучки m. sterno-radialis и port. clavicul. m. deltoidei); в этом случае вытянутая в локтевом сгибе рука принимает положение, наклонное к горизонту.

Усиление первой двигательной фазы с усилением раздражения не требует объяснения. Что же касается до удлинения ее (сравнительно с эффектом слабого раздражения), то оно объясняется, с одной стороны, тем, что с усилением раздражения вступает постепенно бо́льшее и бо́льшее число мышечных групп (или, точнее, нервных центров) в деятельность, а с другой стороны, опять-таки аналогией с глазом и дыхательными центрами.

Исчезание первой двигательной фазы объясняется как соответствующее явление при слабом раздражении, ослаблением раздражительности отражательного аппарата.

β) Последним определяется значение паузы по отношению к первой двигательной фазе. Что же касается до отношения

ее ко 2-й, то по этому поводу в настоящую минуту можно сказать лишь следующее: пауза эта есть период скрытого возбуждения — рода заряжания тех нервных образований, деятельностью которых обусловливается вторая двигательная фаза.

γ) Вопрос об отношении двигательных фаз друг к другу заключается, собственно говоря, в том, действует ли в обеих одна и та же группа нервных аппаратов или разные. В первом случае эффекты нервного раздражения средней силы, поскольку они заключаются в перемежке между движением и покоем, служили бы вообще выражением периодической деятельности спинного мозга; во втором — в явление следовало бы еще ввести момент разницы действующих нервных аппаратов.

Относительно значения различных двигательных фаз задней конечности сомнений, я полагаю, быть не может: здесь все эти фазы (сгибания и разгибания), как первая, так и вторая, третья и т. д., до такой степени сходны между собою, что мысль о разнице действующих в разных фазах нервных аппаратов была бы чистейшей роскошью. Но на передних конечностях дело другое: здесь 1-я и 2-я двигательные фазы менее похожи друг на друга. Притом не нужно забывать, что в спинном мозгу возможно предполагать существование двух отдельных нервных аппаратов, возбудимых с седалищного нерва, уже на том основании, что белому веществу задних столбов и серой массе спинного мозга приписывается, как известно, различная способность проведения возбуждений.

Ввиду этих фактов вопрос о возможном различии нервных аппаратов, участвующих в обеих двигательных фазах, конечно, не может быть обойден, особенно для передних конечностей. К сожалению, опытное решение его возможно лишь в одном направлении, да и то наполовину: для этой цели нужно искать средства выключить из явления *вполне* одну из фаз, оставив другую по силе и продолжительности *неприкосновенной*. Если это удалось выполнить, то *полное* различие нервных аппаратов, участвующих в обеих фазах, строго доказано; в противном случае утверждать противное, однако, до тех пор невозможно,

пока не доказано, что исчерпаны действительно все средства к отделению одной фазы от другой.

Задача эта не заключала в себе ничего привлекательного, потому что в самом благоприятном случае доводилось определять силу двигательной фазы в двух сравниваемых случаях, что вовсе нелегко; тем не менее я приступил к делу. Исходя из мысли, что различия между нервными аппаратами, участвующими в двигательных фазах, даны, может быть, уже в периферии, я предпринял систематический ряд перерезок задних спинномозговых корешков задней конечности по одному и по два; за этим следовал ряд частных перерезок спинного мозга; наконец, я пробовал даже вырезывать симпатическую цепь. Все эти опыты дали относительно главного вопроса отрицательные результаты, т. е. посредством их не удалось отделить одной фазы от другой. Тем не менее частные перерезки спинного мозга были не бесплодны; оказалось: 1) что спинномозговые пути возбуждения, деятельные в обеих фазах, не могут быть локализированы для одного случая исключительно в белое вещество задних столбов, а для другого в серую массу (вероятно, оба ряда путей возбуждаются в обеих фазах одновременно; 2) что масса путей возбуждения при 2-й двигательной фазе больше, чем при первой. Первый результат получен на животных, которым был вырезан кусок задних столбов на высоте 4-го позвонка (у таких животных существуют при раздражении нерва токами средней силы обе двигательные фазы), а второй получен на лягушках *B* с половинною боковою перерезкою спинного мозга на стороне раздраженного нерва. У таких лягушек разница в силе между обеими двигательными фазами бывает обыкновенно значительно резче, чем при нормальных условиях.

Итак, не подлежит сомнению, что во 2-й двигательной фазе принимает участие бóльшая масса нервных образований, чем в первой; но главный вопрос наш, участвуют ли в ней те же самые элементы, что и в 1-й фазе, остается все-таки нерешенным.

Тем не менее я не могу закончить этим вопрос, не приведя вероятностей в пользу мысли, что нервные элементы, деятельные в 1-й фазе, принимают участие и во второй.

Во-первых, не трудно убедиться, что движения передних конечностей, поскольку они заключаются в поднимании или опускании их, производятся в обеих фазах одними и теми же мышечными группами. Единственное существенное различие между фазами в этом отношении заключается лишь в том, что во время 1-й подниматели, опускатели и разгибатели действуют обыкновенно одновременно, а во время 2-й — очень часто порознь. Стало быть, во всяком случае необходимо принять, что аппараты, действующие в обеих фазах, имеют по крайней мере общие части — двигательные клетки и двигательные нервы.

Понятно далее, что пока речь идет о двух только двигательных фазах, как результате продолжительного раздражения нерва, в этом обстоятельстве невольно видится подтверждение мысли, что нервные аппараты, действующие в отдельных двигательных фазах, различны между собой, так как в спинном мозгу лягушки, действительно, можно предполагать существование *двух* отдельных нервных аппаратов (аппарата, возбуждаемого к деятельности болевыми раздражениями, и другого, возбуждаемого тактильными раздражениями). Но я должен напомнить читателю, что существование *двух только* двигательных фаз при раздражениях нерва средней силы не есть правило и что на раздражительных лягушках вместо двух фаз можно нередко видеть 4 или даже 5 отдельных двигательных приступов.

Дальнейшая опора защищаемому мною мнению заключается в том, что 2-я фаза бывает обыкновенно отделена от 1-й очень значительным промежутком времени. Если принять, что нервные аппараты, действующие в обеих фазах, различны, то им пришлось бы придать невероятно большие разницы со стороны противодействий возбуждению. Для возбуждения одного аппарата было бы в самом деле достаточно нескольких лишь ударов, тогда как для возбуждения другого нужны тысячи!

Наконец, последний и вместе с тем самый сильный довод в пользу развиваемого воззрения заключается, по моему мнению, в том, что оно дает возможность объяснить удовлетворительным образом все эффекты как слабого, так и среднего раздражения. Не нужно только забывать при этом, что если какая-нибудь гипотеза принимается в общих чертах, вместе с этим должны быть приняты и все частные предположения, которые делают возможным применение общей мысли к данному ряду явлений. В нашем случае эти частные предположения могут быть формулированы следующим образом.

1) В отражательную машину спинного мозга, действующую под влиянием нервного раздражения, должен быть введен момент периодически изменяющихся по величине препятствий к возбуждению. С этой точки зрения роль нервного раздражения ограничивалась бы не только снабжением нервных центров (род заряжания) живыми силами, но и повышением препятствий к возбуждению; тогда перемежки между движением и покоем сводились бы на неодновременное возрастание обоих моментов.

2) Следовало бы принять далее, что с усилением раздражения нарастают оба момента разом, но первый, т. е. момент заряжания нервных центров живыми силами, быстрее второго.

3) Совершенно такое же нарастание обоих антагонистических моментов следовало бы поставить, наконец, еще в зависимость от продолжительности или времени раздражения; т. е. что чем далее до известной границы продолжается раздражение, тем сильнее и сильнее становится перевес на стороне момента заряжания.

Первое из этих предположений, как замечено выше, объясняло бы вообще периодичность движений; второе — учащение двигательных фаз, равно как слияние их друг с другом при усилении раздражения*; наконец, третье объясняло бы учаще-

* Положение это, будучи извращено, [способствует] переходу от более сильных раздражений к более слабым; в конце концов, оно ведет к бесконечно удаленным друг от друга двигательным фазам — случай,

ние и слияние двигательных фаз по мере удаления от начала раздражения.

Едва ли нужно напоминать читателю, что явления слабого и среднего раздражения нерва состоят не в чем ином, как именно в таких колебаниях периодических движений.

С точки зрения нашей гипотезы не трудно объяснить и количественные разницы в рефлекторно-периодической деятельности передних и задних конечностей, стоит только предположить, что ход колебаний величины препятствий во времени для обеих отражательных групп различен. Двигательные периоды в передних конечностях длятся несравненно дольше (стало быть, препятствия нарастают медленнее), но зато и паузы между движениями несравненно продолжительнее, чем на задних конечностях. Впрочем, это различие между обеими отражательными группами, вероятно, известно всякому, кто делал опыты химического раздражения кожи на обезглавленных лягушках. Напомню также читателю охватывательный механизм Гольтца у лягушек-самцов; он представляет тоже тетанически действующую рефлекторную группу и опять-таки в сфере передних конечностей, только здесь точки приложения внешней силы, вызывающей отраженный столбняк, другие, чем в наших опытах.

За сим следует вопрос, почему при известных силах раздражения опускатели, разгибатели и подниматели передних конечностей возбуждаются обыкновенно одновременно, и при более сильных раздражениях — врозь.

Вопрос этот будет решен позже, после разбора явлений сильного раздражения чувствующего нерва. Теперь же в ответ на него можно сказать лишь следующее: опускатели и разгибатели рук возбуждаются с седалищного нерва, как известно, легче, чем их антагонисты подниматели, следовательно,

---

которому соответствует эффект слабого раздражения нерва, заключающийся в одиночном движении с последующим бесконечно большим периодом покоя.

можно предположить, что при начале раздражения, т. е. во все время 1-й двигательной фазы, первые группы мышц вообще возбуждаются сильнее, чем последние, а потому требуют более продолжительного заряжания по истечении 1-й фазы, когда им приходится начинать новую деятельность. Мысль эта может быть выражена еще и так: повышение препятствий к возбуждению опускателей и разгибателей бывает по истечении 1-й двигательной фазы вообще тем сильнее сравнительно с соответствующим повышением в сфере антагонистической группы, чем сильнее раздражение.

4) Между эффектами сильного раздражения нерва требует разъяснения, собственно говоря, один только момент угнетения первой двигательной фазы.

Выше было уже показано, что в основе этого исчезания лежит угнетение реального движения, и доказательства этому заключаются, с одной стороны, в том, что перерыв раздражения в период покоя ведет за собою движение, а с другой — в угнетении локомоторных движений у лягушек *A* при соответствующих условиях, — угнетении, которое представляет, очевидно, родственное явление с подавлением 1-й двигательной фазы у обезглавленных животных.

Я имею основания думать далее, что при действии сильных токов на чувствующий нерв лягушек *B* подавляется, собственно говоря, не вся 1-я двигательная фаза целиком, а только лишь деятельность опускателей и разгибателей рук. Доказательства этому заключаются, с одной стороны, в том, что движение, следующее за перерывом раздражения во время периода покоя, всегда заключается в опускании вытянутых рук книзу, а с другой, в том обстоятельстве, что сильное раздражение нередко прямо начинается с тетанического поднимания согнутых в локте рук.

На этих основаниях вопрос наш получает следующую форму: в чем заключается сущность процесса, при посредстве которого сильное раздражение нерва угнетает деятельность опускателей и разгибателей рук?

Объяснить это явление a priori можно трояким образом: или перераздражением (истощением) тех нервных образований, которые под влиянием менее сильного раздражения дают движение опускания и разгибания рук; или взаимным противодействием антагонистических мышечных групп (с одной стороны, поднимателей плеча и сгибателей предплечия, с другой, опускателей плеча и разгибателей предплечия), при котором противники держат друг друга на несколько секунд в равновесии; или, наконец, деятельностью особенных механизмов в спинном мозгу, угнетающих движение. В последнем случае механизмы эти необходимо представлять себе отдельными от отражательных аппаратов.

Первый способ объяснения нашего явления имеет значение лишь под условием, если нервные аппараты, действующие в 1-й и 2-й двигательной фазе, различны между собою; иначе пришлось бы в самом деле допустить, что группа опускателей и разгибателей рук обладает способностью сначала перераздражаться сильными индукционными токами, а через несколько секунд возбуждаться ими к деятельности (за подниманием рук следует, как известно, столбняк их в вытянутом и опущенном книзу положении). Так как мне, однако, не удалось доказать тождества нервных аппаратов, действующих в различные двигательные фазы, то мысль о перераздражении как причине разбираемого явления подлежит обсуждению.

Гипотеза эта опровергается уже самым ходом явления. В самом деле, если принять за причину последнего перераздражение, то по самой сущности этого понятия в начале раздражения следовало бы ожидать сильного тетанического сокращения опускателей и разгибателей рук, а вместо того получается чрезвычайно незначительное движение их; в случае же, если бы перераздражение наступало мгновенно, следовало бы ожидать продолжительного угнетения движения и по прекращении раздражения — вместо этого получается вслед за размыканием тока движение, а иногда даже чистейший столбняк.

Еще более доказательны эффекты сильного раздражения нерва на таких лягушках *B*, которым перерезаны на раздражаемой стороне верхний задний спинномозговой корешок и два нижних (у лягушки задних корешков для задней конечности обыкновенно не 3, а 4; самый нижний есть вместе с тем самый тонкий). При этих условиях мне случалось видеть, что сильное раздражение нерва тотчас же вызывало сильный и продолжительный столбняк вытянутых рук в опущенном книзу положении. Я должен, однако, заметить самым настойчивым образом, что это явление далеко не постоянно, так как эффекты раздражения нерва на лягушках с перерезанными попарно задними корешками чрезвычайно изменчивы от одного животного к другому. Понятно, однако, что и одного подобного наблюдения достаточно (разумеется, рядом с вышеприведенными доводами), чтобы опровергнуть гипотезу о перераздражении нервных центров.

Вторую гипотезу легко проверить опытным путем, так как перерезкой спинного мозга вплотную над корешками плечевого сплетения легко удалить из тела группу поднимателей рук и, следовательно, уничтожить возможную игру мышц-антагонистов*. Если бы разбираемое явление действительно зависело от последнего условия, то по удалении группы поднимателей следовало бы ожидать непосредственно за началом раздражения нерва наступления сильного столбняка вытянутых книзу рук. Вместо же этого получается следующее: движение рук в только что сказанном направлении, хотя и более сильное, чем при нормальных условиях, т. е. когда группа поднимателей не удалена из тела, но значительно слабейшее, чем соот-

* В том, что названной перерезкой действительно удаляется группа поднимателей рук, можно убедиться следующим рядом опытов: 1) раздражение седалищного нерва никогда не вызывает тогда поднимания рук; 2) раздражение кожи передних лапок вызывает тогда только опускание рук книзу; наоборот, 3) когда спинной мозг перерезан вплотную под плечевым сплетением, тогда всякое раздражение лапок заставляет подниматься руки кверху.

ветствующее движение при начале раздражения нерва токами средней силы; затем несколько секунд покоя и, наконец, сильный столбняк рук в вытянутом книзу положении. Первый момент в этом ряду явлений, очевидно, представляет остаток 1-й двигательной фазы, и так как он выражен сильнее, чем при нормальных условиях, то вмешательство антагонизма мышечных групп в 1-й момент разбираемого явления (который выражается обыкновенно незначительным движением рук) несомненно; но вмешательство это не идет далее, потому что период покоя существует и по удалении группы поднимателей.

Другими словами, и вторая гипотеза не объясняет нашего явления.

Таким образом, мы приведены путем исключения к гипотезе об угнетении движения путем возбуждения особенных задерживательных механизмов в спинном мозгу.

Я, конечно, очень ясно сознаю смелость строить подобные гипотезы не на основании прямых указаний, а путем исключения; но, с другой стороны, такая гипотеза представляется мне в настоящее время *логической необходимостью*. Чтобы удержать, в самом деле, ввиду описанных мною фактов, господствующую до сих пор мысль об исключительно отражательной природе спинномозговых механизмов, соединяющих кожу с мышцами, в силе, приходится объяснить деятельностью одной и той же группы отражательных центров следующий ряд явлений: усиление отраженного движения при нарастании слабого раздражения и затем почти совершенное угнетение того же движения, вследствие перехода возбуждения в скрытую форму, при более сильном раздражении (читатель должен иметь при этом в виду группу опускателей и разгибателей рук). Для объяснения такого факта не существует никаких аналогий. Дело объясняется, наоборот, очень просто, если описанные колебания отражательнодвигательных эффектов свести на игру *двух* антагонистически действующих механизмов, из которых один дает при возбуждении отраженное движение, а другой угнетает его. Чтобы эта гипотеза объяс-

няла наши явления, к ней нужно сделать только прибавку, что при более слабых раздражениях нерва двигательные механизмы возбуждаются сильнее угнетательных, а при более сильных — наоборот. К первой половине этого положения мы были уже приведены, как читатель помнит, выше, говоря об отношении к степеням нервного раздражения момента заряжания нервных центров живыми силами и момента повышения противодействий возбуждению.

Гипотезу о возбуждении с седалищного нерва угнетательных механизмов спинного мозга было бы не трудно распространить и на прочие явления деятельности этого органа *; но ввиду того обстоятельства, что мне до сих пор удалось, собственно говоря, найти во всем спинном мозгу лишь *род* угнетения движения *только* для нескольких мышечных групп (кроме опускателей и разгибателей рук, еще для разгибателей голени) и *только* для случая сравнительно сильного раздражения, я останавливаюсь.

Замечу только в заключение разбора явлений на лягушках *В* следующее:

1) угнетение движения разгибания и опускания рук есть процесс, длящийся короткое время, потому что при продолжении сильного раздражения угнетенное движение появляется вновь;

2) деятельным угнетением сокращения опускателей и разгибателей чрезвычайно просто объясняется изолированная от этих мышц деятельность поднимателей рук, сопровождающая всякое сильное раздражение.

Об угнетении чувствительности кожи при сильных раздражениях нерва речь будет ниже.

---

* Их деятельностью можно было бы объяснить, например, все повышения препятствий к возбуждению в сфере нервных центров; тогда вся вообще периодическая деятельность спинного мозга объяснялась бы периодически перемежающеюся игрою двигательных и угнетательных механизмов.

§ 14. Разбору явлений раздражения нерва на лягушках *A* необходимо предпослать следующее:

1) все явления, которые при одинаковых условиях общи лягушкам *A* и *B*, должны быть приписаны возбуждению одного только спинного мозга, или, по крайней мере, объяснены теми же причинами, какие были приведены в предыдущем параграфе; все остальное должно быть сведено на возбуждение локомоторных центров;

2) так как на основании моих прежних исследований, и особенно на основании новейшей работы г-жи д-ра Сусловой (Beitr. z. Physiol. d. Lymphherz. Inaug. Diss., Zürich, 1867), в головном мозгу лягушки следует принять существование механизмов, угнетающих рефлексы, то возможно думать, что в лягушках *A* раздражение седалищного нерва возбуждает рядом с отражательным и локомоторным аппаратом и названные механизмы. Другими словами, эту возможность нужно иметь в виду при всяком явлении с угнетательным характером на лягушках *A*.

Соответственно сказанному, из эффектов раздражения нерва (на лягушках *A*) следующий ряд явлений уже не требует разбора: эффекты слабого и среднего раздражения, насколько они заключаются в перемежке между движением и покоем. Объяснению подлежат, наоборот, следующие факты: угнетение кожной чувствительности при раздражениях нерва токами средней силы, отсутствие локомоторных движений при сильном раздражении и, наконец, более трудное появление столбняка на лягушках *A* сравнительно с обезглавленными животными.

Первый из этих фактов имеет, очевидно, характер угнетения движений, и потому разбор его должен заключаться прежде всего в решении вопроса, можно ли смотреть на ослабление кожной чувствительности при раздражении седалищного нерва как на результат возбуждения механизмов головного мозга, угнетающих рефлексы, или нет?

Чтобы ответить на этот вопрос утвердительно, необходимо прежде всего удалить всякую мысль о том, что причиною

явления может быть перераздражение отражательных механизмов; затем следует стараться найти вне разбираемого явления указания на то, что с седалищного нерва вообще возможно возбуждение угнетательных механизмов головного мозга; наконец, необходимо показать, что прямым раздражением средних частей последнего органа можно вызвать в коже те же самые явления, что и раздражением седалищного нерва.

Первый из этих вопросов решается, по моему мнению, следующим опытом: если седалищный нерв свободно сидящей и не очень чувствительной лягушки *А* раздражать индукционными токами, усиливаемыми с крайней постепенностью от нуля, приближая крайне постепенно вторичную спираль к первичной, то всегда почти удается перейти границу сил токов, возбуждающих рефлекторное движение, если силы эти действуют на нерв с самого начала. Иногда удается даже достигнуть этим путем границ токов средней силы, и животное все-таки остается неподвижным. При этом условии, конечно, исключающем всякую мысль о перераздражении рефлекторнодвигательных аппаратов, и удается обыкновенно констатировать значительное ослабление кожной чувствительности. Впрочем, несостоятельность мысли о перераздражении рефлекторнодвигательных центров как причине разбираемого явления будет доказана ниже еще с большею ясностью.

Второй из предварительных вопросов я старался решить следующим образом: под влиянием находки г-жи д-ра Сусловой (l. c., стр. 23), что слабым раздражением сообщающих ветвей удается остановить (рефлекторно) лимфатические сердца в диастоле только до тех пор, пока средние части головного мозга (на лягушках с отнятыми полушариями) остаются в связи с продолговатыми, я попробовал этот опыт на седалищном нерве и получил то же, что г-жа Суслова для сообщающих ветвей, — летучую диастолическую остановку лимфатических сердец при силах тока, едва начинающих вызывать отраженные движения в теле (также и при несколько слабей-

ших силах раздражения, оставляющих животное в покое, но при этом условии непостоянно), — остановку, происходящую только до тех пор, пока средние части головного мозга не отделены от продолговатого * (отраженное угнетение деятельности лимфатических сердец с бродящего нерва возможно, наоборот, и при последнем условии). Хотя это явление при дальнейшем усилении раздражения исчезает (эффект последнего заключается тогда в усилении деятельности лимфатических сердец), тем не менее оно доказывает несомненным образом возможность возбуждения с седалищного нерва механизмов головного мозга, угнетающих отраженные движения.

Третий из предварительных вопросов был, собственно говоря, решен прежде главного и опять-таки исследованием г-жи д-ра Сусловой: «Сильное химическое раздражение поперечного разреза зрительных чертогов ведет за собою полное угнетение чувствительности в коже лапок лягушки к щипкам».

На всех этих основаниях ослабление чувствительности кожи при раздражениях седалищного нерва токами средней силы с огромною вероятностью может считаться продуктом рефлекторного возбуждения задерживательных механизмов головного мозга.

Вопрос об угнетении локомоторных движений в начале сильного нервного раздражения должен быть поставлен следующим образом: не достаточно ли для объяснения его тех явлений угнетения движений в сфере спинного мозга, которые получаются на обезглавленных лягушках при соответствующем условии или следует еще принять, что в разбираемом

* Отрезывание средних частей головного мозга следует делать, однако, не по верхней границе продолговатого, как советует д-р Суслова, а несколько ниже, потому что при первом условии мне раз случилось видеть сохранение отраженного угнетения деятельности лимфатических сердец.

случае к спинномозговому угнетению присоединяются новые угнетательные моменты, выходящие из головного мозга?

Строгое решение этого вопроса, конечно, невозможно до тех пор, пока неизвестно ни анатомическое, ни физиологическое отношение локомоторных центров с их центробежными приводами к отражательным центрам спинного мозга. Тем не менее из обеих возможностей, заключающихся в нашем вопросе, вторая кажется мне более вероятною или, по крайней мере, имеет за себя большее число доводов. В самом деле, в самом благоприятном для первой возможности случае эффект сильного возбуждения спинного мозга хотя и можно было бы истолковать в смысле угнетения тех именно движений, которые обусловливают начало локомоторного акта (например, прыжка)*, но по самому смыслу дела угнетение это имело бы значение только по отношению к раздражению, действующему на спинномозговые центры извне (далее этого не могут, конечно, идти результаты опытов на обезглавленных животных), а отсюда еще не следовало бы, что центры, угнетенные таким образом, должны быть угнетены — для возбуждений, идущих к ним из локомоторных центральных аппаратов. Другими словами, первое толкование, даже в самом благоприятном для него случае, не может быть в настоящее время доказано; в пользу же второго можно привести следующий положительный факт: прекращение сильного раздражения нерва в начале угнетения локомоторных актов ведет за собою не единичные сокращения мышц, а локомоторные движения.

Поэтому на разбираемое явление всего естественнее смотреть пока следующим образом: поскольку лягушки *A* под влиянием сильного раздражения нерва представляют с самого начала его значительное ослабление чувствительности кожи,

---

* И я думаю, что это так и есть на самом деле, потому что у сидячей лягушки в начале прыжка действительно участвуют те самые мышечные группы (разгибатели и опускатели передних конечностей и разгибатели задних), которых деятельность парализуется сильным раздражением нерва.

постольку в явлении достаточно было бы и участия одного спинного мозга; но так как лягушки *А* представляют, сверх того, еще отсутствие локомоторных движений, то сверх означенного момента в явлении должно участвовать еще и угнетение двигательных спинномозговых аппаратов против импульсов из локомоторных центров или угнетение в сфере последних. В первом случае задерживательное влияние должно было бы спускаться из головного мозга в спинной, а во втором оно не переходило бы за сферу продолговатого.

Последний вопрос, подлежащий нашему решению, заключается в том, отчего под влиянием нервного раздражения тетанические конвульсии наступают легче у обезглавленных животных, чем у лягушек с отнятыми полушариями.

Причина этому заключается, по моему мнению, в следующих двух обстоятельствах:

1) Соответственно сделанному выше предположению, что механизмы головного мозга, умеряющие отраженные движения, возбуждаются с седалищного нерва уже токами средней силы, естественно думать, что движения эти, каков бы ни был их характер, должны быть вообще слабее у лягушек *А*, чем у животных *В*.

2) С другой стороны, понятно, что уже независимо от возбуждения задерживательных механизмов головного мозга, всякое нервное раздражение приводит в действие у лягушек *А* большее число перерывисто действующих аппаратов, чем у лягушек *В*. Отсюда же, очевидно, должно следовать, что отраженные движения у первых должны иметь менее тонический характер, чем у вторых.

Таким образом, на все наши вопросы даны ответы. К сказанному мне остается прибавить только, что во всех прочих отношениях локомоторные и отражательные центры представляют между собою полное сходство (по отношению к раздражению центростремительных приводов): *оба рода аппаратов способны возбуждаться с периферии; оба приходят под влиянием продолжающегося некоторое время раздражения*

в перерывистую деятельность; наконец, для обоих аппаратов maximum рефлекторнодвигательной деятельности падает на нервные раздражения средней силы.

Последнее обстоятельство невольно напоминает давно известный факт, что и у человека под влиянием внешних раздражений (например, болевых), действующих на его нервную систему, maximum двигательной деятельности падает на раздражения средней силы, тогда как сильные эффекты, как говорится, или сразу парализуют нервную систему, или возбуждают ее лишь в начале, и то на короткое время. Сходство между обоими рядами явлений, я полагаю, не случайное.

В заключение этой главы я позволю себе несколько замечаний относительно локомоторных центров, которые могут быть полезными для будущей разработки вопроса о локомоторном аппарате.

Если под локомоторными центрами лягушки разуметь те отделы локомоторного аппарата, которые отвечают на одиночные возбуждающие внешние толчки (например, на раздражения кожи) не одиночными локомоторными фазами, а целым рядом локомоторных движений (например, ползаньем, плаваньем, рядом скачков), то через это является возможность определить топографическое распределение этих центров по массе головного мозга. Отсюда же вытекает дальнейшая возможность сравнить распределение локомоторных центров по мозгу с распределением ритмических двигательных нервных механизмов по массе сердца.

Последним сравнением я, конечно, не имею намерения *установить* параллель между центральными частями локомоторного и сердечного аппаратов — оно делается лишь потому, что через это выигрываются новые точки зрения для разработки вопроса об устройстве и свойствах обоих механизмов.

1) Нижняя граница локомоторных центров лежит, наверное, в верхних частях продолговатого мозга.	1) Нижняя граница двигательных центров сердца, наверное, лежит в верхних частях желудочка.

2) Локомоторные движения в теле возможны, пока продолговатый мозг остается в связи хоть с маленьким куском средних отделов головного мозга.

3) Присутствие локомоторных центров можно *предполагать* во всей массе головного мозга, начиная от верхней границы продолговатого; хотя я должен заметить самым положительным образом, что отнятие полушарий и даже зрительных чертогов с переднею половиною четверных тел не влечет за собою никаких заметных изменений в локомоторных актах *.

4) Удаление полушарий останавливает деятельность локомоторного аппарата на целые дни, потому что этой операцией уничтожается так называемая произвольность движений. В этом состоянии локомоторный аппарат обладает способностью приходить в деятельность только под влиянием внешних толчков.

5) Если лягушке остановить деятельность локомоторного аппарата отнятием полушарий и затем перерезать головной мозг на границе между средними частями его и продолговатым мозгом, то остающиеся в теле части локомоторного аппарата приходят в непрерывную деятельность — лягушка начинает сама по себе ползать.

2) Ритмическая деятельность желудочка возможна, пока он остается в связи хоть с маленьким куском предсердий.

3) Присутствие двигательных центров сердца можно предполагать во всей массе этого органа, от верхней границы желудочка до венного мешка включительно, хотя всем известно, что удаление последнего, равно как наибольшей части предсердий не нарушает правильности сокращений в отделе сердца, лежащем книзу от разреза.

4) Удаление венного мешка останавливает при известных условиях деятельность сердечных двигателей на час и более. В этом состоянии аппарат обладает способностью приходить в деятельность только под влиянием внешних толчков.

5) Если лягушке остановить сердце в диастоле отрезкой венного мешка и затем перерезать сердце на границе между предсердиями и желудочком, то последний приходит в непрерывную ритмическую деятельность.

---

* Я, конечно, не принимаю при этом во внимание неправильностей насильственных движений, которые появляются лишь под условием, если плоскость поперечного разреза мозга не перпендикулярна к продольной оси тела.

6) Рефлекторный аппарат спинного мозга отвечает на отдельные возбуждающие толчки одиночными движениями; под влиянием же непрерывного раздражения он приходит в перерывистую деятельность.

6) Отрезанный желудочек отвечает на отдельные возбуждающие толчки одиночными сокращениями, а под влиянием непрерывного раздражения приходит в ритмическую деятельность.

II

О ХИМИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЧУВСТВУЮЩИХ НЕРВОВ

§ 15. Отношение чувствующих нервов к химическим раздражителям не было еще до сих пор предметом систематических исследований. Несколько опытов в этом направлении было сделано, сколько мне известно, одним лишь г. Герценом (в его Expériences sur les centres moderat. de l'action réfl. Turin, 1864). Так как он, однако, при этом имел в виду возможно сильное возбуждение нервной системы и изучал лишь вторичные эффекты раздражения, то, с одной стороны, исследование его ограничилось двумя только веществами, а с другой, при опытах не было вовсе обращено внимания на непосредственные, т. е. двигательные, эффекты нервного раздражения. Тем не менее опытам г. Герцена мы обязаны приобретением следующего важного факта: химическое раздражение чувствующих нервов влечет за собою значительное ослабление рефлексов с кожи.

Вопрос наш заслуживает, однако, по многим причинам систематической разработки. Легко понять, во-первых, что именно опыты химического раздражения нерва различными веществами могут более всего способствовать уяснению вопроса о взаимном отношении чувствующих и двигательных нервных волокон, так как по опытам Экгардта и Кюне различные вещества действуют на двигательный нерв различным образом. Во-вторых, химическое раздражение центральных нервных масс будет, по всей вероятности, играть не маловажную роль в близком будущем (потому что действие хими-

ческих веществ, в противоположность влиянию электрических токов, можно сосредоточивать на маленьких пространствах), а преддверием для таких опытов должно служить изучение действия химических раздражителей на нервные волокна вообще, потому что при раздражении нервных центров неизбежно раздражаются как чувствующие, так и двигательные корешки нервных стволов.

Соответственно первой цели, я раздражал чувствующие нервы следующим рядом веществ: едкими щелочами, кислотами как минеральными, так и некоторыми из органических, хлоридами щелочных металлов и металлов щелочных земель, некоторыми солями тяжелых металлов (сулемой и цинковым купоросом), сахарным сиропом и глицерином.

Ввиду второй цели, раздражение должно было быть распространено на задние спинномозговые корешки (раздражались обыкновенно корешки седалищного сплетения).

Первый ряд опытов производился над двумя главными условиями [объектами]: на лягушках с отнятыми полушариями (лягушки *A*) и на животных, обезглавленных тотчас под 4-м желудочком (лягушки *B*). Наблюдения производились как над двигательными эффектами раздражения, так и над изменениями чувствительности кожи (или, что все равно, отражательной деятельности с кожи). Последняя измерялась перед раздражением и во время его щипаньем лапок пинцетом. Этот способ был избран, с одной стороны, потому, что он один удобен при нашей форме опытов, а с другой, — ради того, чтобы иметь возможность сравнивать между собою эффекты электрического и химического раздражения.

Кровавые операции, предшествующие акту раздражения нерва, остались те же самые, что и в предыдущей главе.

Самое же раздражение производилось следующим образом: свободный конец отпрепарованного седалищного ствола расстилался на стеклянной пластинке и посыпался тонким стеклянным порошком, который смачивался затем одной или двумя каплями исследуемого вещества. Лягушки *A* исследовались

всегда в свободном сидячем положении, а лягушки *B* большей частью в лежачем, брюхом кверху.

При раздражении нерва аммиаком я должен был, по примеру г. д-ра Кюне, употреблять ширму для защищения тела от паров NH_3, потому что пары эти действуют сильно раздражающим образом на кожу.

§ 16. Результаты 1-го ряда опытов могут быть резюмированы в следующие пять положений.

1) Ряд веществ, распадающийся по своему действию на двигательный нерв на две главные категории — на вещества, более или менее сильно возбуждающие нервы, и на вещества, вовсе не действительные, — должен быть разделен по отношению к чувствующему нерву как локомоторного, так и отражательного аппаратов, на три категории: на вещества недействительные; такие, которые вызывают сначала движение, а затем ослабляют чувствительность кожи и, наконец, на вещества, действующие исключительно в последнем направлении. К первой категории относятся соли тяжелых металлов и сахарные растворы; ко второй — едкие щелочи, за исключением аммиака (в растворах начиная с 10%-ных кверху), крепкие минеральные кислоты (последние уже перестают вызывать движение, если они разбавлены наполовину водой) и насыщенные (при комнатной температуре) растворы хлористых щелочей; к третьей категории относятся: аммиак, глицерин, более слабые растворы веществ предшествующей группы, органические кислоты (молочная, виннокаменная и щавелевая) и хлориды металлов щелочных земель.

2) Существенное и единственное различие между лягушками *A* и *B* по отношению к химическому раздражению их нервов заключается в том, что на первых оба эффекта нервного раздражения происходят легче и бывают обыкновенно выражены значительно сильнее, чем на вторых. Так, на обезглавленных лягушках рефлекс с нервного ствола можно вызвать только посредством едких щелочей и крепких минеральных кислот, — да и в этих случаях движения бывают крайне не-

значительны; — наоборот, локомоторный аппарат лягушек *A* возбуждается к деятельности, кроме едких щелочей и минеральных кислот, еще хлористым калием и хлористым натрием. С другой стороны, ослабление чувствительности кожи, вследствие нервного раздражения, достигает часто на лягушках *A* столь значительной степени, что щипание лапок пинцетом изо всех сил не вызывает ни малейшего движения; на лягушках же *B* изменение это, при соответствующих условиях нервного раздражения (т. е. когда нерв в обоих случаях раздражается совершенно одинаково), бывает обыкновенно выражено лишь слабо *.

3) Рефлекторнодвигательные эффекты происходят при химическом раздражении нервов вообще (как на лягушках *A*, так и на животных *B*) труднее, чем ослабление кожной чувствительности. — По моим опытам у свежепойманных зимних лягушек отраженные движения с нерва вызываются только едкими щелочами и крепкими минеральными кислотами, у весенних, кроме этих веществ, еще хлоридами щелочных металлов, тогда как ряд веществ, вызывающих ослабление рефлекторной деятельности, значительно больше. Кроме того, не следует забывать, что уже было сказано выше: рефлекторнодвигательные эффекты требуют вообще более крепких растворов, чем эффекты, выражающиеся ослаблением кожной чувствительности.

4) Если все вещества, вызывающие ослабление рефлекторной деятельности, употреблять в форме насыщенных рас-

* Только что сказанное хотя и противоречит наблюдениям г. Герцена, не нашедшего никакого различия между обезглавленной и нормальной лягушкой по отношению к угнетающему действию химического раздражения их нервов (он наблюдал в обоих случаях полнейшее угнетение кожной чувствительности, l. c., стр. 29—36), но причина этого противоречия заключается, я полагаю, в том, что г. Герцен делал свои опыты в чрезмерно жаркое время года на истощенных и к тому же отравленных стрихнином животных.

творов, то по степени действительности их можно разделить на следующие 3 группы: a) едкие щелочи (в том числе и аммиак) и минеральные кислоты; b) хлористые соединения щелочных металлов и глицерин; c) хлористые соединения металлов щелочных земель и органические кислоты. Бóльшая действительность веществ первой группы сравнительно с представителями второй выражается лишь тем, что они угнетают отражательную деятельность быстрее; так, при раздражении нерва едкими щелочами и минеральными кислотами ослабление кожной чувствительности достигает максимума уже в течение 1-й минуты от начала раздражения (относительно едких щелочей это было уже замечено г. Герценом); при употреблении же хлористых щелочей и глицерина максимум эффекта наступает обыкновенно через 4—5 мин. от начала раздражения. Что же касается до силы максимальных эффектов, то они в обоих случаях бывают одинаковы, т. е. заключаются в полнейшем угнетении кожной чувствительности на лягушках *A* (на щипанье пинцетом). Вещества 3-й группы действуют положительно слабее предыдущих: они никогда не вызывают полного исчезания рефлекторной деятельности.

5) Если чувствующие нервы лягушек *A* и *B* раздражать всеми только что перечисленными веществами в растворах такой крепости, которые еле начинают возбуждать двигательный нерв, то в результате не замечается ни двигательных эффектов, ни ослабления кожной чувствительности. Последнее имеет, однако, значение лишь для случая, когда чувствительность кожи испытывается щипками; окажется ли то же самое и при испытании ее слабыми растворами кислот, должны решить будущие опыты.

§ 17. Таковы непосредственные эффекты химического раздражения спинномозговых чувствующих нервов лягушки. Главнейший результат этих опытов бесспорно заключается в слабости рефлекторнодвигательного действия химического раздражения чувствующего нерва, сравнительно с чисто двигательными эффектами того же раздражения на двигательных

волокнах *, и в сходстве между эффектами последнего рода с действием химического раздражения, заключающемся в ослаблении отражательной деятельности. Последнее сходство нарушается разве лишь различием чувствующих и двигательных волокон в отношении к аммиаку, из которых последние, как принято думать, вовсе не возбуждаются этим веществом, тогда как действие его на первые всегда выражается значительным изменением кожной чувствительности. Это различие, однако, по моему мнению, есть лишь кажущееся: я убедился посредством прямых опытов, что г. проф. Функе справедливо приписывает NH_3 возбуждающее действие на двигательные волокна **, и нашел, кроме того, что отсутствие двигательного эффекта при действии на двигательный нерв концентрированных растворов NH_3 зависит, по всей вероятности, от чрезвычайно быстрого умирания нерва под этим влиянием. Я нашел, именно, что если двигательный нерв раздражать поваренной солью, то вытекающие отсюда мышечные сокращения почти мгновенно прекращаются, если на раздражаемое место нерва капнуть аммиаком.

С другой стороны, если оставить в стороне слабость рефлекторнодвигательного действия химического раздражения, то в отношении чувствующего нерва к электрическим (т. е. к гальваническому и индукционным токам) и химическим раздражителям снова оказывается сходство: в обоих случаях ре-

* Различие это, однако, повидимому, лишь количественное, потому что в обоих случаях едкие щелочи и хлористые соединения щелочных металлов представляют наиболее деятельных раздражителей и в обоих случаях аммиак оказывается вовсе недействительным.

** С этой целью с голени нервно-мышечного препарата не снималась кожа, лоскут ее брался даже из бедра для покрытия мышечной раны; нерву давалось горизонтальное положение и раздражался он тем, что свободный поперечный разрез его приводился в соприкосновение с зернышком стекла, смоченным в аммиаке. При этих условиях мне случалось получать довольно сильные мышечные сокращения. Если же свободный конец нерва смачивался каплей NH_3, то сокращения никогда не появлялись, как это было в опытах г. д-ра Кюне.

зультатом раздражения бывают рефлекторнодвигательные эффекты и изменения в силе отражательной способности; как здесь, так и там последние явления усиливаются с возрастанием силы раздражения и в обоих случаях бывают выражены, при равных условиях, на обезглавленных животных значительно слабее, чем на лягушках с отнятыми полушариями. Только в одном пункте существует, повидимому, неполное сходство между обоими случаями: при раздражении нерва постепенно усиливаемыми индукционными токами рефлекторнодвигательные эффекты сначала возрастают, а потом падают, при действии же на нерв химических раздражителей не встречается ничего подобного. Случай к таким наблюдениям могли бы дать только растворы едких щелочей различной крепости, и я, конечно, воспользовался им; но опыты показали, что рефлексы получаются даже от таких густых щелочных жидкостей, которые образуются от расплывания едкого кали на воздухе. Аммиак тоже нельзя приравнять в этом отношении сильным индукционным токам, потому что последние, как известно, могут угнетать чувствительность кожи до полного исчезания даже на обезглавленных животных, тогда как NH_3 не производит этого. Впрочем, разбираемое обстоятельство может быть объяснено уже тем, что индукционные токи, как наисильнейшие из нервных раздражителей, вообще должны давать более разнообразные явления, чем химические раздражители.

Таким образом, единственный результат химического раздражения чувствующих нервов, требующий разъяснения, есть перевес угнетательного действия его на чувствительность кожи над рефлекторнодвигательными эффектами.

Объяснить этот результат a priori можно двояким образом: если принять за непоколебимый факт, что центростремительно проводящие волокна спинномозговых нервов лягушки состоят исключительно из рефлекторнодвигательных волокон, то явление наше могло бы быть объяснено *только* легкой перераздражаемостью этих волокон под влиянием химических раз-

дражителей. Если бы, наоборот, мысль о перераздражении, как причине явления, оказалась несостоятельной, то отсюда вытекала бы, как логическое последствие, сравнительно (с двигательным нервом) значительная нечувствительность рефлекторнодвигательных волокон к химическому раздражению, а, следовательно, явления угнетения кожной чувствительности сводились бы на возбуждение отдельных, так сказать, специфических нервных волокон.

Несостоятельность мысли, что кожная чувствительность угнетается вследствие перераздражения рефлекторнодвигательных аппаратов, доказать можно и очень легко, и очень строго. Против нее говорит уже общий ход явлений, если восходить от более слабых раздражителей к более сильным, например, от хлористых щелочей к едким щелочам. На зимних лягушках *A* рефлекторнодвигательный эффект поваренной соли = =0, а угнетательный, наоборот, очень силен (через 5 мин. от начала раздражения кожа теряет обыкновенно чувствительность вполне); если последний эффект принять за результат перераздражения рефлекторнодвигательных волокон, то при действии на них более сильными раздражителями, например, едкими щелочами, отсутствие рефлекторнодвигательного эффекта следовало бы ожидать a fortiori, а между тем он всегда существует. Кроме того, против перераздражения говорит следующий прямой опыт: лягушке *A* раздражается седалищный нерв поваренной солью и выжидается момент, когда пальцы лапок становятся нечувствительными к сильным щипкам пинцетом; если в это время раздражаемый нервный ствол перестричь выше места раздражения, то чувствительность кожи возвращается *тотчас же*. Перерезка перераздраженного нерва, конечно, не могла бы вести к подобному результату, потому что акт перерезки, как новое сильное раздражение для нерва, должен был бы усиливать перераздражение в сфере рефлекторного аппарата, и последнее должно было бы длиться некоторое время в форме положительного следа.

Итак, перераздражение рефлекторнодвигательных волокон не играет роли в нашем явлении. Посмотрим теперь, обладают ли в самом деле эти волокна нечувствительностью к химическим раздражителям.

С целью решения этого вопроса был устроен следующий опыт: обезглавленной лягушке вскрывается нижняя половина позвоночника, рана очищается от крови и на обнаженное таким образом поясничное утолщение спинного мозга с выходящими из него задними корешками наливается капли две насыщенного раствора поваренной соли. При этом замечается, с одной стороны, что сокращения в мышцах задних конечностей появляются обыкновенно не ранее, как через 5—10 мин., а иногда и более, после наливания раствора (я видел даже случаи, где движения вовсе не происходили); с другой стороны, легко убедиться посредством пробных щипаний пальцев ног, что корешки, погруженные в соляной раствор, не перестают проводить возбуждения в течение 5—10 мин. Наоборот, передние корешки, смоченные раствором NaCl, вызывают в ногах сильные конвульсии уже через несколько секунд от начала раздражения.

Таким образом, мы приведены к мысли, что в *стволе седалищного нерва лягушки, кроме рефлекторнодвигательных приводов, должны существовать еще другие центростремительно проводящие волокна, которых возбуждение дает в результате ослабление кожной чувствительности, или, что все равно, отражательной деятельности.* Кроме того, следует принять, что нервные волокна последнего рода относятся к химическим раздражителям подобно двигательному нерву, тогда как рефлекторнодвигательные проводники обладают значительной нечувствительностью к этого рода раздражению*.

* Против этой гипотезы возможно одно лишь возражение: различия в отношении чувствующих нервов к электрическим и химическим раздражителям можно было бы еще свести на различие процессов нервного возбуждения в обоих этих случаях. Но эта мысль была бы тоже гипоте-

С целью дать этой гипотезе более прочное основание я старался определить, не существует ли различий между предполагаемыми родами волокон в их топографическом распределении. Опыты над кожей дали отрицательные результаты: раздражение ее химическими веществами вызывает оба эффекта разом. Например, погружение одной из задних лапок нормальной лягушки в 20%-ный раствор NaCl вызывает в течение 5 мин. почти полное угнетение чувствительности кожи (разумеется, в лапках, находящихся вне раствора) к щипанью пинцетом. Едкие щелочи действуют еще сильнее, т. е. вызывают эффект быстрее. Слабые растворы кислот, например 1%-ные, действующие, как известно, очень сильно в рефлекторнодвигательном отношении, угнетают чувствительность кожи значительно слабее 20%-ных растворов NaCl.

Перерезки задних корешков дали тоже отрицательные результаты; другими словами, оба рода волокон входят в спинной мозг через задние корешки. Что касается до возможного различия в ходе путей для обоего рода возбуждений по спинному мозгу, то вопрос этот должен быть решен дальнейшими исследованиями. Следует испытать также в этом направлении раздражение мышц с их чувствующими волокнами.

Кроме того, я старался уяснить себе сущность процесса угнетения кожной чувствительности при химическом раздражении нервов, т. е. следует ли смотреть на это явление, как на выражение общего угнетения раздражительности в сфере отражательно действующих аппаратов. С этой целью лягушкам *A* и *B* отпрепаровывались оба седалищных нерва и один из них раздражался насыщенным раствором поваренной соли, а на другом испытывалась раздражительность отражательных аппаратов посредством отдельных индукционных ударов. Первая проба падала на момент, когда угнетение кожной чув-

---

зой, которая притом нисколько не объясняла бы наши явления, тогда как высказанное предположение, не заключая в себе ничего невероятного, достигает последней цели удовлетворительным образом.

ствительности достигало наивысшей степени, а вторая следовала за перестриганьем химически раздражаемого нерва выше места раздражения. Несколько раз мне удавалось найти (как на лягушках *A*, так и на животных *B*) *незначительное* усиление раздражительности по удалении химического раздражения, но эта находка была, во-первых, *далеко не постоянной* и, во-вторых, *нисколько не соответствовала* (по крайней мере на лягушках *A*) по величине степени угнетения кожной чувствительности. Объяснить этого обстоятельства я не в силах. Столько же непонятной осталась для меня причина, почему к химическим раздражителям лягушки *A* оказываются чувствительнее обезглавленных, а к электрическим — наоборот. Возможно, что при этом играют роль те же темные условия, вследствие которых кожа лягушки после обезглавления становится более чувствительной к химическим раздражениям, и, наоборот, более тупой к чисто тактильным. Возможно даже предположить, что вся сумма явлений химического раздражения чувствующих спинномозговых нервов основана на различии отношений к химическим раздражителям болевозбуждающих и тактильных нервных волокон.

В заключение параграфа позволяю себе еще следующее замечание.

Всем известно, что кожа лягушек, особенно на задних лапках, представляет огромную чувствительность к растворам кислот и щелочей. На основании небольшого ряда опытов, произведенных мною в этом направлении, кожа оказывается значительно более чувствительной к означенным веществам, чем мышцы, по опытам д-ра Кюне (Ueber directe u. indirecte Muskelreizung, Arch. f. An. и Phys., 1859). Растворы едких щелочей и ClH, 0,5 на 1000, вызывают на всех без исключения лягушках (особенно на обезглавленных) рефлексы. Наибольшая степень раздражения щелочных жидкостей может достигать едва вероятной степени — 1 ч. вещ. на 4000 ч. воды. Впрочем, такие растворы возбуждают кожу лишь в исключительных случаях и притом только на обезглавленных лягушках. Ра-

створы кислот — 1 ч. вещ. на 3000 ч. воды — мне тоже случалось еще находить действительными.

Если эту огромную чувствительность кожи к щелочам и кислотам поставить рядом со значительной нечувствительностью к тем же деятелям (разумеется, в рефлекторнодвигательном отношении) чувствующих нервных волокон, то невольно приходишь к мысли, что в коже лягушки должны существовать специфические нервные аппараты для принятия этих слабых возбуждений и передачи их нервным волокнам.

§ 18. Задние спинномозговые корешки лягушки неудобны для химического раздражения уже по причине малости их размеров; если же принять еще во внимание, что по перерезке их и по вынутии из позвоночника они очень быстро высыхают на воздухе, то понятно, что для химического раздражения корешков я должен был употребить в дело другой способ, состоявший в том, что испытываемая раздражающая жидкость наливалась на обнаженную заднюю поверхность поясничного утолщения с выходящими из него корешками. Приведенный выше такого рода опыт давал мне право на этот, повидимому, столь грубый способ. Чтобы иметь, однако, уверенность, что движения, вызываемые таким раздражением, происходят от возбуждения корешков, а не центральных масс, перед наливанием раздражающей жидкости следует перерезать с одной стороны корешки и обращать внимание только на те движения, которые появляются прежде всего со стороны перерезки (на том основании, что нерв возбуждается, как известно, химическими деятелями несравненно легче с поперечного разреза, чем с боковой поверхности).

Такого рода опыты, произведенные исключительно на обезглавленных лягушках, дали в общем результате сходство корешков с цельным седалищным стволом по отношению к химическим раздражителям. Хлористые щелочи почти всегда вызывают рефлексы, и прежде всего на стороне перерезанных корешков; глицерин действует в рефлекторнодвигательном отношении уже значительно слабее, а разведенные водой ми-

неральные кислоты и соли тяжелых металлов не действуют вовсе. Опыты эти не удаются только с щелочами и крепкими минеральными кислотами, потому что эти вещества рядом с корешками сильно раздражают центральные нервные массы. В последнем легко убедиться, употребляя раздражителями NH_3; не вызывая ни отраженных движений с задних корешков, ни прямых — с передних, он вызывает тем не менее сильнейшие конвульсии в задних конечностях почти вслед за приложением его к поверхности спинного мозга. Подобным же образом, только слабее, действует еще сулема.

Легко заметить уже из этих отрывочных фактов, что центральные нервные образования относятся к химическим раздражителям совершенно иначе, чем нервные волокна.

Я не преследовал этого интересного предмета в соответствующей важности его полноте, но не мог, однако, удержаться, чтобы не сделать нескольких опытов с химическим раздражением головного мозга.

Местом раздражения был избран поперечный разрез зрительных чертогов, как потому, что отсюда всего легче вызвать угнетение рефлексов и остановку лимфатических сердец, так и потому, что при этом разрезе животное сидит покойно; — опыты мои делались именно на свободно сидячих животных с обнаженными задними лимфатическими сердцами. Сила рефлексов испытывалась на задних лапах щипаньем пинцетом.

Важнейшие результаты этих опытов заключаются в следующем:

1) Первые эффекты всякого действительного раздражения всегда бывают угнетательные; двигательные же развиваются позже.

2) Вещества, наиболее действительные в угнетательном и двигательном отношении, суть едкие щелочи; за ними следуют их хлористые соединения.

3) Глицерин в концентрированной форме не оказывает положительно никакого действия.

4) Хлористый барий действует, повидимому, специфически на центральные задерживательные аппараты лимфатических сердец, потому что рефлексы в задних ногах он угнетает слабо, а в лимфатических сердцах угнетает движение и быстро и сильно.

5) Сулема угнетает рефлексы.

Если принять во внимание, что с чувствующего нерва глицерин вызывает угнетение кожной чувствительности, а сулема нет, то из пунктов 3-го и 5-го непосредственно следует, что явления угнетения, вызываемые химическим раздражением головного мозга, обязаны своим происхождением возбуждению центральных нервных образований. Этот вывод имеет значение и для случая раздражения зрительных чертогов NaCl, потому что это вещество вызывает угнетение рефлексов из головного мозга значительно быстрее, чем с чувствующего нерва.

Если принять далее во внимание, что с чувствующих нервных волокон трудно вообще вызываются двигательные эффекты, а из головного мозга, наоборот, очень легко, то понятно, что и эти последние должны быть приписаны возбуждению центральных нервных масс.

Пересматривая содержание этого исследования, я нахожу одно с виду очень важное разноречие между теперешними и прежними показаниями об отношении головных задерживательных центров к действующим на них непосредственно раздражениям. Студ. Пашутин, как известно, нашел (Neue Versuche am Hirn u. Rückenm. d. Frosch. Berl., 1865), что при раздражении средних частей головного мозга силами индукционных токов, не вызывающими еще движений в теле, первый эффект раздражения — ослабление чувствительности кожи к кислоте — через очень короткое время исчезает. Это исчезание угнетения было объяснено им и мною как следствие перераздражения угнетательных центров, потому что в то время нам были известны *только эффекты слабого* раздражения го-

ловного мозга. В настоящее же время мне удалось получить несомненные признаки угнетения рефлексов и при значительно сильнейшем раздражении головного мозга, как прямом, так и с периферии; явления эти выражены при последнем условии даже несравненно сильнее, чем при слабом раздражении. — Явно, что высказанная прежде мысль о легкой перераздражаемости задерживательных центров не может уже иметь теперь значения. — Наблюдение Пашутина или должно быть отнесено в одну категорию с описанной мною летучей диастолической остановкой лимфатических сердец при слабом раздражении седалищного нерва, или она произошла может быть оттого, что задерживательные центры приходят под влиянием непрерывного раздражения в периодическую деятельность, и Пашутин наблюдал только один первый период последней. Во всяком случае, читатель видит, что разноречие не существенно, так как все дело стоит не на факте, а на толковании его.

В заключение считаю приятным долгом выразить сердечную благодарность моему уважаемому другу проф. Роллетту за любезный прием, который я нашел в его лаборатории, где и произведена эта работа.

К УЧЕНИЮ О ДЕЙСТВИИ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА НА СЕРДЦЕ[23]

Так как один из нас из-за отъезда принужден прервать совместно начатую серию опытов, мы сочли необходимым сообщить предварительно о результатах этого исследования.

1) Если на черепахе (Emys europea) продолжать раздражение блуждающего нерва до определенного предела, известного как явление утомления, то можно видеть очень ясную картину периодичности тормозного действия.

Примером может служить один из наших опытов, где цифры обозначают интервалы времени между двумя систолами сердца, измеренные по метроному. В течение всего времени блуждающий нерв раздражается с одинаковой силой; запись интервалов времени начата одновременно с началом воздействия.

18, 39, 32, 12, 8, 4, 6, 6, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 6, 5, 5, 5, 17, 15, 18, 22, 39, 55, 7, 7, 6, 7, 6, 7, 6, 6, 6, 6, 6, 6, 5, 6, 6, 6, 5, 6, 6, 6, 7, 75, 8, 7, 7, 6, 7, 6, 6, 6, 5, 6, 5, 6, 6, 6, 6, 5, 6, 5, 6, 6, 28, 34, 8, 9, 9, 7, 6, 6, 6.

2) Явление в общем виде остается неизменным независимо от того, обезглавлено животное или нет (с интактными блуждающими нервами на другой стороне), а также после перерезки отходящих от блуждающего нерва веточек симпатического нерва.

3) Во время тех фаз действия блуждающего нерва, которые можно обозначить как отрицательные, мы не могли заметить какого-либо ускорения сердечной деятельности по сравнению с нормой.

Так как, однако, манометрические измерения силы сердечных сокращений до сих пор еще не были выполнены, мы позволим себе сделать из приведенных фактов только два следующих вывода, первый из которых нужно рассматривать лишь как предварительный:

a) тормозящее действие блуждающего нерва на сердце черепахи является чисто периодическим (нужно понимать так, что сюда не вмешивается моторный эффект);

b) периодичность этого действия служит новым доказательством того, что волокна, тормозящие сердечную деятельность, оканчиваются в своего рода нервных центрах.

Последний вывод был предсказан одним из нас на основании знаний в области нервной физиологии. Руководствуясь как раз этой идеей, и был набросан план описанной серии опытов.

ЕЩЕ О ДЕЙСТВИИ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА НА СЕРДЦЕ [24]

(по опытам студ. Репяхова и канд. Гребницкого)

После того, как была установлена периодичность действия блуждающего нерва на сердце черепахи, я обратился к опытам на сердце лягушки. Полученные результаты таковы:

1. На животном с разрушенным головным и спинным мозгом это действие также периодическое; это можно видеть по данным одного из опытов г. Репяхова.

Нормальная частота сердечных сокращений — 40 ударов в 1 мин. 1-я остановка — 1 мин., 1-я отрицательная фаза — 12 мин.; максимум частоты сокращений во время этой фазы — 40 ударов в 1 мин.; 2-я остановка — около 1 мин.; 2-я отрицательная фаза — 10 мин.; максимум частоты сокращений во время этой фазы — 34 удара в 1 мин.; 3-я остановка — 10 мин.; максимум частоты сокращений во время 3-й отрицательной фазы — 23 в 1 мин.; раздражение прервано.

2. У лягушек частота сокращений во время отрицательной фазы никогда не поднимается выше нормальной.

Затем г. Репяхов исследовал на лягушках рефлекторное торможение лимфатических сердец при раздражении блуждающего нерва и соответствующие явления на кровяных сердцах при раздражении симпатического нерва.

3. В обоих случаях действие продолжительного раздражения сердца также было периодическим.

Между тем я получил реферат о новых исследованиях Шиффа относительно действия блуждающего нерва на сердце. Это побудило меня подвергнуть новой проверке действие

продолжительного раздражения блуждающего нерва в отношении частоты сердечных сокращений.

На лягушках снова подтвердилось то, что было сказано выше в пункте 2. Наоборот, то, что в первом сообщении относительно черепах приводилось под пунктом 3, не подтвердилось.

4. На черепахе с разрушенными нервными центрами и перерезанными симпатическими веточками обычно наблюдается ускорение сердечной деятельности во время отрицательной фазы действия блуждающего нерва.

Как пример, я привожу очень показательный опыт (выполненный канд. Гребницким).

Нормальная частота сокращений — 10 ударов в 1 мин.; продолжительность 1-й остановки — 18 мин.; продолжительность 1-й отрицательной фазы — 21 мин.; максимум частоты сокращений во время этой фазы — 26 в 1 мин.; продолжительность 2-й остановки — 11 мин.; во время этой остановки раздражение прервано; частота сокращений дошла до 34 в 1 мин.

5. Ускорение деятельности сердца вслед за прекращением раздражения во время положительной фазы действия блуждающего нерва на черепахе есть постоянное явление, нередко превосходящее ускорение работы сердца во время раздражения.

Последний факт в сочетании с совершенно отрицательными результатами подобных опытов на сердце лягушки с очевидностью показывает, что это явление не имеет ничего общего с предполагаемым Шиффом моторным действием блуждающего нерва.

Вообще его теория, особенно в ее прежнем виде, кажется мне совершенно не верной и вот на каких основаниях:

а) идея истощения блуждающего нерва как моторного нерва в приложении к сердцу непригодна даже a priori, потому что нервно-мышечный аппарат этого органа — самый неутомляемый из всех сходно устроенных органов тела и,

b) как теперь известно, блуждающий нерв можно раздражать больше 1 часа без возникновения явлений утомления.

Если бы мы уже теперь хотели построить теорию о действии блуждающего нерва, то, по моему мнению, лучше всего было бы искать объяснения в аналогичном поведении чувствительных спинномозговых нервов при продолжительном их раздражении. В моей статье «Об электрическом и химическом раздражении чувствительных спинномозговых нервов лягушки» (1868), в которой впервые была доказана периодичность движений конечностей при продолжительном раздражении нерва, я указал на физиологические аналогии (стр. 591—593), несомненно существующие между деятельностью локомоторного аппарата и сердца. Теперь эта аналогия, благодаря немаловажному, как мне кажется, факту, стала еще более полной.

ЗАМЕТКА О МЕХАНИЗМАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ РЕФЛЕКСЫ [25]

В недавно опубликованной статье «О скорости распространения возбуждения в спинном мозгу» (Über die Fortpflanzungs-Geschwindigkeit der Erregung im Rückenmark*) Е. Цион [26] среди прочих вопросов затрагивает вопрос о том, доказывает ли результат, полученный мной методом кожного раздражения Тюрка, существование механизмов, задерживающих рефлексы, и приходит к отрицательному выводу. Далее, на основании собственных опытов, Цион приходит к мысли, что явление, принятое мною за процесс задерживания, следует, повидимому, рассматривать как замедление передачи раздражения.

В интересах дела я позволю себе сделать несколько возражений против обоих выводов Циона.

Существование механизмов, задерживающих рефлексы, Цион считает недоказанным на следующих основаниях: 1) по его мнению, метод Тюрка измеряет не силу рефлекса, *а время, необходимое для того, чтобы раздражение кожи, пройдя спинной мозг, достигло мышц*; *другими словами, метод этот измеряет скорость распространения раздражения по периферическим и центральным нервным отрезкам* (l. c., стр. 396), и 2) он считает, что я не привел никаких опытов, из которых можно было бы последовательно заключить, что рефлексы, действительно, становятся слабее под влиянием раздражений частей мозга.

---

* Bullet. de l'Acad. d. Sciences de St. Petersb., T. XIX, № 4, c. 394.

Мне тем труднее уяснить своеобразное понимание Ционом смысла метода Тюрка, что сам он — и как раз в той же статье — приводит несколько числовых показателей скорости проведения возбуждения в центральных нервных массах. Если бы он сопоставил полученные им числа с теми, которые обычно получаются при раздражении кожи методом Тюрка, то он, несомненно, пришел бы к заключению, что метод Тюрка менее всего пригоден для измерения скорости проведения раздражения через нервные массы. Действительно, в то время, как в опытах Циона предельные величины колеблются между 0,008 и 0,019 сек., результаты опытов, проводимых по методу Тюрка, всегда выражаются в целых секундах. Затем, длительность раздражения в опытах, поставленных по Тюрку, в столь сильной степени зависит от силы раздражения, что длительность эту можно, без сомнения, удесятерить, применив более слабый раствор кислоты. Подобная зависимость скорости проведения от силы раздражения, сколько мне известно, еще не наблюдалась.

Следовательно, Цион неправильно понимает смысл метода Тюрка.

Еще легче опровергнуть утверждение Циона, будто мне не удалось доказать прямыми — с его точки зрения (l. c., стр. 396) — опытами, что под влиянием раздражения мозга рефлексы ослабляются. Для этого мне достаточно сослаться на стр. 4 моей статьи «О механизме задерживания рефлексов в спинном мозгу», Берлин, 1863 (Über die Hemmungsmech. für die Reflexthät. d. Rückenmarks), в которой сказано, что наблюденные мною явления сохраняются независимо от того, раздражаем ли мы кожу кислотой по Тюрку или путем механического давления. Еще разительнее в этом отношении опыты с химическим и электрическим раздражением n. ischiadici лягушки, описанные мной в статье: «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих нервов» (Über die elektr. und chem. Reiz. d. sens. Nerv., Graz, 1868).

Итак, первый вывод Циона оказывается совершенно не обоснованным.

К своему второму выводу Цион приходит путем следующего рассуждения: при механическом и химическом раздражении средних частей мозга Сеченов наблюдал замедление начала рефлексов, а я при тех же условиях наблюдал замедление скорости проведения; следовательно, явления, которые наблюдал Сеченов, представляют собой не процессы задерживания, а лишь замедление передачи возбуждения. В основе этого рассуждения, несомненно, лежит вышеприведенное понимание метода раздражения, предложенного Тюрком; однако, поскольку такое понимание, как мы показали выше, ложно, то и второй вывод Циона следует считать необоснованным.

К ВОПРОСУ О ЗАДЕРЖИВАНИИ РЕФЛЕКСОВ [27]

Взгляд, высказанный профессором Брюкке в его учебнике физиологии относительно учения о задерживании рефлексов, заслуживает внимания лишь постольку, поскольку я до сего времени, по неосмотрительности, излагал все свои соображения по данному вопросу в разрозненном виде, не сводя воедино всего фактического материала. Лишь этим могу я объяснить тот факт, что проф. Брюкке[28] основывает, повидимому, свое суждение об этом учении только на знакомстве с двумя первыми моими статьями, точно ничего больше не было сделано для дальнейшего развития этого вопроса.

Однако это решительно не так, о чем свидетельствует публикуемое — к сожалению, с запозданием — резюме.

После того, как в 1862 г. я установил и описал основной факт, освещающий вопрос в целом, а именно факт ослабления кожных рефлексов, определяемого и измеряемого посредством раздражения средних частей мозга лягушки по методу Тюрка, передо мной встали преимущественно две задачи: 1) найти аналогию (с точки зрения условий возникновения) между фактами, которые я объяснял задерживанием рефлексов, и явлениями, которые по общему признанию рассматриваются как процессы торможения, и 2) найти возможность возбуждать рефлекторным путем процессы торможения (на эту возможность вскользь я намекал в 1-й статье).

Первую задачу удалось полностью осуществить. Искомая аналогия была найдена в нервных процессах, изученных на лимфатическом сердце лягушки *. Не вдаваясь в подробности,

* Beitr. z. Physiol. d. Lymphherz., von N. Suslova, Zeitschr. f. rat. Med., B. XXXI, 1868.

я ограничусь перечислением (только перечислением) оснований, по которым можно считать, что лимфатическое сердце построено по тому же типу, что и рефлекторные аппараты, связывающие кожу с мышцами. Аналогия здесь следующая:

a) кураре парализует движения лимфатического сердца;

b) точно такое же действие оказывает перерезка направляющихся к нему нервов;

c) электрическое раздражение этих нервов приводит сердце в состояние тетануса;

d) разрушение спинного мозга на определенных уровнях останавливает пульсации сердца;

e) последние могут быть вызваны рефлекторным путем с кожи;

f) обезглавление животного усиливает пульсацию сердца;

g) односторонняя перерезка спинного мозга вызывает изменение деятельности лимфатического сердца, соответствующее Броун-Секаровскому явлению.

Вместе с тем эта аналогия распространяется едва ли не на все прочие явления, которыми преимущественно характеризуется рефлекторный кожно-мышечный аппарат; именно поэтому представляются несущественными два известных отклонения реакций лимфатического сердца от реакций кожно-мышечного аппарата; во всяком случае, аналогия эта ни в какой мере не теряет силы.

Более того, существует еще одна аналогия между обоими аппаратами, имеющая решающее значение для нашего вопроса: я имею в виду реакции обоих аппаратов на раздражения, наносимые различным поперечным разрезам головного мозга.

А именно, в этом отношении установлены были следующие факты:

h) раздражение поперечных разрезов мозговых полушарий не дает никаких постоянных результатов; напротив,

i) раздражения (как механические, так и химические и электрические) средних частей мозга вызывают остановку диа-

столы в 4 лимфатических сердцах (движения кровяного сердца при этом также прекращаются).

Другими словами, раздражение средних частей мозга обусловливает два явления, одно из которых я понимаю как задерживание рефлекса, а другое рассматривается всеми как процесс торможения; оба явления можно наблюдать на органах, которые весьма сходны по своему устройству. Как же теперь объяснить это одновременное возникновение обоих явлений при воздействии одних и тех же раздражителей. Ответ мы получаем на основании следующих наблюдений. Когда раздражение мозга делается столь сильным, что задние конечности уже больше не в состоянии реагировать на самые сильные щипки, то остановка лимфатического сердца в диастоле не прекращается; но так как эффект раздражения мозга имеет последействие и рефлексы задних конечностей возобновляются, то каждое механическое раздражение задней лапы вызывает движения как задних конечностей, так и лимфатических сердец. Отсюда прямо следует, что процесс, обусловленный раздражением средних частей мозга, один и тот же в отношении обоих явлений, а именно: он заключается в ослаблении функциональной способности спинномозговых центров. Этот процесс представляет собой в сущности как раз то, что называют торможением.

Так была доказана путем аналогии верность моей гипотезы. Позднее пришли также прямые доказательства, но опыты, о которых идет речь, могли быть поставлены лишь после того, как мне стал известен характер реакции чувствующих нервов спинного мозга на электрическое раздражение.

Из своего исследования*, относящегося к этому вопросу, я извлекаю следующие факты:

1) Чтобы вызвать спинномозговые рефлексы и локомоторные движения раздражением чувствующих нервов, требуются значительно более сильные одиночные индукционные

* Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches, Graz, 1868.

удары, чем в том случае, когда вызываются мышечные вздрагивания соответствующим раздражением двигательных нервов.

2) При раздражении чувствующих нервов в обоих упомянутых случаях серией индукционных ударов весьма резко выступают явления суммирования раздражений.

3) Раздражение чувствующих нервов индукционными токами средней силы вызывает периодические движения, и при этом эффект раздражения всегда начинается с моторной фазы.

4) Когда же, напротив, нерв раздражается более сильными токами, то животное остается в течение некоторого времени менее спокойным; так же точно, когда раздражение прекращается, состояние покоя тотчас сменяется движением.

5) Если во время раздражения нерва исследовать кожную чувствительность лапок, то обычно обнаруживается резкое ее притупление в периоды покоя.

Факты, приведенные в п. 2 (п. 1 я использую в дальнейшем), впервые позволили экспериментально объяснить смысл предложенного Тюрком метода раздражения. Сопоставление фактов, приведенных в п.п. 3 и 4, недвусмысленно показало, что покой животного в моменты сильного раздражения нервов должен рассматриваться как задержанное движение, притом рефлекторной природы. Наконец, факт, приведенный в п. 5, позволяет предположить, что здесь играют роль те же механизмы, что и при раздражении средних частей мозга.

Короче говоря, с помощью этих опытов мне удалось доказать, что механизмы задерживания могут быть приведены в действие рефлекторным путем.

После того как я решил этим способом обе задачи и хорошо изучил реакции чувствующих нервов на электрическое раздражение, я попытался найти прямые пути для доказательства основного факта всей проблемы, а именно — ослабления функциональной способности рефлекторного центра в результате раздражения мозга.

Без дальнейших пояснений ясно, что видимое ослабление рефлексов, обнаруживаемое при определенных условиях с по-

мощью метода, примененного Тюрком для вызывания рефлексов, допускает два объяснения: в его основе может лежать либо ослабление функциональной способности рефлекторного центра, либо притупление кожной чувствительности. Естественно, что в последнем случае это явление нельзя было бы рассматривать как процесс торможения. Мне удалось истолковать в первом смысле установленный до меня случай слабости рефлекса, но сделал я это, пользуясь методом аналогии. Прямым путем этот вопрос мог быть решен только если бы в наших опытах удалось устранить влияние кожной чувствительности, другими словами, если бы удалось заменить Тюрковский метод раздражения методом непосредственного раздражения нерва.

Такие опыты были произведены Тархановым, описавшим их в своей статье: «Über die Summierungserscheinungen bei Reizung sensiblen Nerven des Frosches»*.

Полученные им по этому вопросу результаты согласуются с результатами, полученными методом Тюрка: он установил, что суммирование затрудняется при раздражении средних частей мозга.

В свое время я повторил его опыты в несколько измененном виде, но с теми же результатами.

Исходя из того, что воздействие кислоты на чувствующую поверхность кожи нужно рассматривать как ряд раздражающих и последовательно усиливающихся в своем действии ударов (вследствие суммирования эффекта отдельных ударов), — я раздражал чувствующий нерв (n. ischiadicus) индукционным током от обыкновенного аппарата Дюбуа с прерывателем в первичной спирали. При этом вторичная спираль двигалась на четырех колесиках по наклонной плоскости, что позволяло в любой момент остановить ее по ходу движения и определить расстояние ее от первичной спирали. Опыт протекал следующим образом: сначала раздражался нерв без

* Bullet. de l'Acad. des Sciences de St. Petersburg, T. XVI p. 65—84, 1870.

одновременного раздражения головного мозга, причем определялось положение вторичной спирали, после чего раздражались также средние части мозга и вновь определялось положение спирали *.

Таким образом, *задерживающее отраженные движения влияние средних частей мозга заключается в затруднении суммирования процессов в самих рефлекторных центрах.*

Если смотреть на сердечную деятельность как на результат периодического накопления слабых внутренних раздражителей, то аналогия между обнаруженным мною угнетением рефлексов и тормозящим действием vagi оказывается поистине поразительной. Другими словами, учение о торможении рефлексов в его общем значении нужно рассматривать как прочно обоснованное. Учение это в действительности мало разработано, так как мы вообще не имеем еще никакого понятия о сущности процессов торможения.

---

* Если принять во внимание ранее описанную реакцию чувствующего нерва на индукционные удары, то легко видеть, что подобный способ раздражения нерва не пригоден для этих опытов. Такие раздражения, очевидно, соответствуют тому случаю, когда я применял для раздражения кожи слишком сильный раствор кислоты, вернее — тому случаю раздражения vagi, при котором на остановившееся сердце действуют механическим толчком. Тормозящее действие vagi рассчитано, повидимому, только на естественные слабые, а не искусственные сильные раздражители. То же самое имеет место и в случае с нашим аппаратом.

ГАЛЬВАНИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ НА ПРОДОЛГОВАТОМ МОЗГУ ЛЯГУШКИ [29]

1) Описываемые ниже опыты требуют вынутия из позвоночника всей спинномозговой оси, и удача их всецело зависит от того, сохранилась ли в оси раздражительность. Поэтому прежде всего опишу необходимые для этого приемы.

Чтобы избавить животное от продолжительных мучений, следует тотчас же по вскрытии черепа отделить полушария. Затем, вскрыв, как можно шире, позвоночник по всей длине, дать животному непременно вполне оправиться, чтобы убедиться в целости оси. Далее следует вырезывание хвостцовой кости, перевязка аорты и препарование седалищных нервов с их сплетениями. На нижние перерезываемые концы нервов (ради удобства их нахождения) нужно наложить лигатуры. Акту вынимания оси из позвоночника предшествует поднимание средней части спинного мозга на булавку, которая вводится с этой целью в позвоночную полость (посредине между плечевым и поясничным утолщениями) сбоку, подсовывается под спинной мозг и выводится острым концом с противоположной стороны наружу. После этого я перерезываю задние корни плечевых сплетений; иначе при вынимании оси животное делает слишком большие движения; потом двумя разрезами вдоль позвоночника и тазовых костей отделяю эти части от брюшных мышц, перерезываю подвздошные кости в верхней трети их длины и, наконец, передвинув подведенную под спинной мозг булавку как можно далее кзади, перестригаю на ее высоте позвоночник. Сохранение переднего отрезка таза и нижней части позвоночника в связи со спинным мозгом, к сожалению, неизбежно, если нужно сохранить в целости связь седалищных нервов с тем же органом. Но, с другой стороны, этот отрезок, который отселе я буду называть «тазовым отрезком», важен в том отношении, что он позволяет судить, сохранилась ли раздражительность в переднем конце вынутой оси; кроме того, он служит индифферентной рукояткой при последующем вынимании оси из позвоночника. Последнее производится

так, как поднимают седалищный нерв, когда его препарируют в связи с голенью и стопою.

Операция вполне удачна, если отрезывание средних частей головного мозга от продолговатого *по верхней границе последнего* сопровождается мышечным сокращением в тазовом отрезке. Но отсутствие такового не указывает еще на неудачу, потому что и вынутому из черепа продолговатому мозгу * присуща, как оказывается, способность отдыхать от потрясений.

Если при опытах не имеется в виду раздражение нервов, то из описанной операции выпадают перевязка аорты и препарирование нервов, но тазовой отрезок, все-таки, препарируется ради удобства вынимания оси и пробы на раздражительность. Отделяется же он от спинного мозга уже после того, как ось положена на концы гальванометра.

Буссоль с зеркальным считыванием, которой я пользовался, имеет Видемановскую форму и обладает очень высокой чувствительностью: покоющийся нервный ток нередко дает отклонения в 500 sc. при отстоянии скалы от зеркала в 2 м. Апериодичность магнита, как это будет видно впоследствии из самых опытов, тоже очень совершенная. Во всех случаях приходилось употреблять обе катушки буссоли разом; поэтому во всех опытах компенсирующая ветвь тока проходила через часть оси, отведенную к гальванометру. Длина отведенного участка во всех наблюдениях над *пр. м.* соответствовала длине этого органа, т. е. колебалась между 3 и 4 мм.

Влажная камера здесь еще более необходима, чем в опытах над нервами, потому что гальванические явления на центральных органах, при крайней чувствительности последних ко всяким внешним влияниям, вроде воздушных токов, высыхания и пр., гораздо более преходящи, чем соответственные явления на нерве.

2) Чтобы получить наиболее полную и ясную картину гальванических явлений на *пр. м.*, его следует отвести к гальванометру свободным поперечным разрезом и нижней или передней продольной поверхностью. Получающееся тогда первичное от-

---

* Впоследствии, для краткости, я заменю длинное слово продолговатый мозг сокращенным знаком «*пр. м.*».

клонение имеет то же направление, как ток от нерва или мышцы, отведенных соответственным образом. Величина отклонения очень изменчива, но средним числом стоит посредине между покоющимся током нерва и икряной мышцы. Вслед за компенсацией нередко замечается, — особенно, если она последовала очень быстро за образованием поперечного разреза, — продолжающееся движение магнита в сторону первичного отклонения, т. е. постепенное усиление отведенного тока. В других случаях вслед за компенсацией магнит оказывается неподвижным в течение некоторого времени; но чаще всего замечается отступление его в противоположную сторону, т. е. ослабление первичного отклонения. Движение это, в начале медленное и равномерное, постепенно ускоряется и становится неравномерным: к плавному движению магнита в сторону убыли тока присоединяются ускоряющие толчки, усиливающиеся с течением времени до того, что ускорения получают, наконец, характер отрывистых отрицательных колебаний: вслед за ускоренным движением магнита в сторону компенсирующего тока является отклонение в обратном направлении. Убыль первичного тока в это время еще длится, но, замедляясь мало-помалу, становится, наконец, мало заметной; и тогда отрывистые отрицательные колебания выступают в полной чистоте. Возникают они без всякой определимой внешней причины, как будто сами собой; поэтому я буду называть их произвольными колебаниями, а также произвольными *разрядами* или просто *разрядами*. Последним словом я, однако, вовсе не имею в виду выразить природу электрического процесса в *пр. м.*, а лишь отрывистое, иногда на подобие взрывов, проявление энергии в заряженных ею нервных центрах *. Разряды на всех без исключения препаратах *периодичны*, но следуют друг за другом с такою неправильностью, что уло-

* Способность нервных центров *заряжаться* энергией признается физиологами; но тогда проявление накопившейся энергии будет соответствовать *разряжению* нервных центров или разряду.

вить какую-либо законность в их последовании мне не удалось*. Довольно постоянно получается лишь следующее: в ряду разрядов за самым сильным следует обыкновенно или длинная пауза, или маленькое колебание.

В виде примеров приведу несколько опытов [табл. 1]. Из них №№ 1, 2, 4 и 5 представляют крайние ступени развития явлений в ту и другую сторону, а № 3—наиболее частый средний уровень их. Соответствующие разрядам отклонения (в сторону отрицательных колебаний) выражены в мелких делениях скалы. В 3-й графе обозначено время, в течение которого наблюдались колебания.

[Таблица 1]

[№ опыта]	Произвольные разряды	В течение (мин.)
1	12, 18, 18, 12, 18	2
2	19, 13, 13, 15	$1\frac{1}{2}$
3	25, 27, 31, 30	1
4	62, 86, 101, 89, 86, 38, 41	3
5	110, 73, 73, 70, 70, 65, 27, 42, 51, 32, 10, 35, 35, 54, 32	7

3) Только что приведенная общая картина явлений заключает в себе 3 выдающихся пункта: усиление первичного отклонения, следующее за ним *быстрое* убывание тока и периодические произвольные колебания.

Первое из этих явлений я не исследовал, так как в моих опытах оно непостоянно, всегда летуче и никогда не достигает таких размеров, какие наблюдались на мышечном токе Дюбуа-Реймоном**. Если за причину явления принять в нашем

* Для этого нужно было бы постоянно отмечать паузы, продолжительность и величину каждого колебания, чего я не делал.

** Gesam. Abhandl., Leipzig, 1877, стр. 199.

случае развитие кислоты на поперечном разрезе, то выходило бы, что развитие это происходит и достигает maximum'а очень быстро вслед за образованием поперечного разреза *пр. м.* Что касается до убыли первичного отклонения, то здесь обмирание органа, без всякого сомнения, играет главную роль, однако, не единственную. Впоследствии будут приведены факты (см. конец § 14), доказывающие, что в обмирании частиц поперечного разреза даны условия для постоянного раздражения органа и что вытекающее отсюда возбуждение принимает участие в явлении убывания первичного тока. В настоящую же минуту я могу привести в пользу сказанного лишь следующее: на *пр. м.* обескровленных до потери раздражительности лягушек убывание первичного тока тоже замечается, но магнит передвигается далеко не так быстро, как на препаратах, сохранивших раздражительность.

Периодические произвольные колебания представляют, конечно, самую интересную сторону в гальванических явлениях *пр. м.*; и собственно им посвящено все исследование.

4) *Сила разрядов не стоит в прямой связи с величиной первичных отклонений.*

При отведении *пр. м.* поперечным разрезом и продольной поверхностью убедиться в этом непосредственно невозможно, но косвенно очень легко. В следующем § будет доказано, что величина разрядов стоит в прямой связи с раздражительностью препарата; с другой стороны, опыты с *пр. м.* обескровленных до потери раздражительности лягушек ясно показывают, что сила поперечно-продольных токов не имеет никакого отношения к раздражительности *пр. м.* Дальнейшее доказательство нашего положения заключается в опытах поперечного отведения боковых поверхностей (справа налево) продолговатого или спинного мозга — в последнем случае *пр. м.* должен оставаться в связи со спинным, и последний отводится тотчас под плечевым утолщением. В этих случаях первичное отклонение бывает всегда незначительно (нередко = 0), а между тем произвольные колебания достигают иногда значительных

размеров. В этих же случаях разряды принимают в отношении первичных отклонений характер то отрицательных, то положительных колебаний.

Числовые данные будут приведены ниже. Теперь же я упомяну о форме относящихся сюда опытов. С целью хоть сколько-нибудь выяснить положение электродвигателей в *пр. м.* и направление разрядов, я сравнивал по действительности (в отношении разрядов) различные способы отведения *пр. м.* и производил частичные разрушения его. В первом отношении испробованы попарно следующие 3 формы отведения: А — поперечный разрез и точки передней поверхности, В — поперечный разрез и точки задней поверхности, С — симметрично-поперечное отведение справа налево. В нижеследующих примерах буквы А, В и С имеют то же значение, а D обозначает симметрично-поперечное отведение спинного мозга при целости продолговатого. Знаки + и — перед произвольными отклонениями соответствуют случаям, когда разряд в отношении первичного отклонения имеет характер положительного или отрицательного колебания. В каждом опыте [табл. 2] наблюдения производились, конечно, над одним и тем же препаратом.

По малости размеров *пр. м.* разнообразить формы отведения, к сожалению, невозможно; поэтому главная цель опытов не была достигнута, а получился только вывод, поставленный в заголовке параграфа; да еще факт наибольшей действительности (в отношении произвольных разрядов) отведения *пр. м.* поперечным разрезом и передней поверхностью — результат важный в практическом отношении.

Что же касается до частичных разрушений *пр. м.*, то они дали следующее:

а) область разрядов лежит в верхней половине *пр. м.*,

б) послойные перерезки органа спереди назад значительно ослабляют разряды.

5) *Существование разрядов связано с нормальной организацией пр. м. или, что то же самое, с его физиологическими свойствами.*

[Таблица 2]

[№ опыта]	Первичное отклонение	Произвольное колебание
6	. . . .	A —32, —32, —27
		B —5, —9, —8, —7
		A —23, —21
		B —2, —3
		A —18, —21
7	. . . .	B —16, —11, —13, —8, —14
		A —23, —26, —30, —30
		B —8, —9, —14, —11, —14
		A —27, —21, —22, —20, —25
8	. . . 61	C +21, +22, +16, +8, +5
	< 300	A —53, —65, —32, —52
	57	C —14, —20, —28, —39, —6, —16
9	. . . 217	C —63, —61, —41, —14, —22
	308	A —25 0 0 0 0
10	. . . 33	C —16, —9, —5, —31, —29, —10
11	. . . 10	D —17, —14, —2, —2, +7, +17, —12

Это общее положение вытекает из следующих частных:

а) Продольно-поперечные токи спинного мозга не представляют и следа произвольных колебаний, хотя эта часть центральной оси страдает от препаровки значительно менее *пр. м.* и, следовательно, сохраняет на электродах физиологические свойства в большей степени, чем последний.

б) Произвольные колебания стоят в самой тесной связи с раздражительностью отпрепарированного *пр. м.*

Последнее положение, в свою очередь, доказывается следующими фактами:

α) Выше, говоря о кровавой операции, я упомянул о признаке, по которому можно судить, сохранил ли *пр. м.* после препаровки раздражительность, а именно, вызывает ли отрезывание *пр. м.* от средних частей головного сокращение

в мышцах тазового отрезка или нет? Но именно в первых случаях произвольные колебания и оказываются самыми живыми.

β) На свежих весенних лягушках разряды в среднем живее, чем на зимних. Наоборот, во всех случаях, где раздражительность *пр. м.* заведомо ничтожна, например на обескровленных лягушках с остатками отраженной деятельности или на животных, сильно отравленных алкоголем, разряды почти или вовсе незаметны.

6) *Периодические разряды представляют не что иное, как гальваническое выражение периодических же возбуждений в пр. м. после его отделения от средних частей головного мозга.*

Давно известно, что по отделении *пр. м.* от средних частей головного лягушки или начинают беспрерывно ползать, или представляют ряды коротких передвижений, разделенных неправильными остановками. Первое в том случае, когда разрез идет по верхней границе мозжечка, а второе, когда он падает тотчас под последним. В обоих этих случаях в основе насильственных движений, конечно, лежат возбуждения, а так как причина их неуловима, то движения и получают характер произвольно развивающихся.

Существование подобных возбуждений в отпрепарированном *пр. м.* доказывается, далее, следующим опытом. На препаратах, дающих с *пр. м.* сильные разряды, спинной мозг тоже показывает произвольные колебания, если отвести его поперечным разрезом и продольной поверхностью. Другими словами, произвольные разряды в *пр. м.* сопровождаются обычными спутниками возбуждения — отрицательными колебаниями тока в нижней половине спинного мозга.

Всего же прямее доказывается наше положение следующими наблюдениями. На очень раздражительных препаратах, где спинной мозг оставлен в связи с тазовым отрезком, часто наблюдается совпадение разрядов с сокращениями мышц в тазовом отрезке.

7) *Возбуждения, лежащие в основе сильных произвольных колебаний, следует рассматривать, как периодические ряды толчков.*

В пользу этого говорит, во-первых, то обстоятельство, что мышечные сокращения в тазовом отрезке, соответствующие сильным разрядам, имеют всегда столбнячный характер; во-вторых, — давно уже известное мне свойство всех отделов спинномозговой оси относиться сравнительно тупо к действию отдельных индукционных ударов, даже сильных, рядом с чрезвычайной способностью суммировать эффекты ударов, несравненно более слабых. Ввиду, однако, того обстоятельства, что дело могло бы быть решено прямо при посредстве волосных электрометров, проб с которыми я не делал, вопрос следует еще пока считать открытым.

8) Что касается, наконец, до причин, обусловливающих развитие разрядов, то они, очевидно, совпадают с источниками тех возбуждений, которые родятся в *пр. м.*, по отделении его от средних частей головного, и выражаются насильственными движениями. Вероятною причиною последних считают, как известно, раздражения, возникающие на обнаженном поперечном разрезе *пр. м.*; стало быть, в них же следует искать и причину произвольных разрядов. К сожалению, прямые опыты здесь невозможны, так как мы не знаем ни природы раздражителей, действующих на поперечный разрез, ни способов их устранения. Из косвенных же опытов упомяну о следующем: если спинномозговую ось намеренно перерезать выше верхней границы *пр. м.* и отвести ток от продольной поверхности последнего и искусственного поперечного разреза, то произвольные колебания, хотя и получаются, но в очень слабой степени; но как только излишний кусок отрезан, разряды появляются в обычной силе. Не подлежит далее никакому сомнению, что случайные сотрясения и высыхание препарата тоже играют роль в произведении разрядов, так как поверхность мозговой оси отличается чрезвычайной чувствительностью ко всяким механическим насилиям, — но роль второстепенную. В самом деле, все эти моменты существуют и для спин-

ного мозга (без продолговатого), отведенного к гальванометру; однако произвольных колебаний тогда не бывает. То же следует сказать и о моменте соприкосновения *пр. м.* с глиняными электродами, равно как о прохождении через *пр. м.* ветви компенсирующего тока — не ими обусловливаются произвольные разряды, потому что при отведении к гальванометру продольно-поперечного тока от спинного мозга, оставшегося в связи с продолговатым, последний не касается электродов и через него не идет компенсирующий ток, а между тем произвольные колебания существуют.

9) Препаруя спинномозговую ось, я беспрерывно убеждался в чрезвычайной чувствительности ее задней поверхности к самым слабым прикосновениям. Отсюда невольно рождалась мысль, что случайные (иногда очень частые) сотрясения препарата, вследствие уличной городской езды, могли играть роль в происхождении разрядов. Это повело сначала к опытам над искусственным сотрясением оси, а из них уже родилась попытка возбуждать спинномозговую ось звуками.

Наблюдения эти требуют очень высокой степени астазии магнита; поэтому влажная камера с препаратом и музыкальный инструмент должны быть вынесены из комнаты, где помещается гальванометр. Если для возбуждения употребляются сильные тоны медных духовых инструментов, то на раздражительных препаратах инструмент можно отдалять от влажной камеры метра на 2. Громкие же ноты человеческого голоса требуют непосредственной близости звукового источника к камере. Чтобы обезопасить статив с отводными электродами от сотрясений, под него подкладывались каучуковые трубки; а вмешательство термотоков устранялось тем, что струя воздуха при произведении звука направлялась в сторону от колпака влажной камеры. Впрочем, отклонения, производимые термотоками, очень легко отличить от колебаний, вызываемых звуками, как раздражителями. Первые имеют характер медленных движений, переживающих время действия согревающего воздушного тока; вторые же являются с характером более

или менее отрывистых отрицательных колебаний, т. е., состоят всегда из двойного отклонения — в сторону возбуждения и назад. Нечего и говорить, что во всех опытах препарат остается закрытым колпаком.

Раздражителями служили мне тоны медных духовых инструментов и громко выпеваемые ноты человеческого голоса. Во всех опытах *пр. м.* был отведен поперечным разрезом и передней продольной поверхностью.

Одиночные отрывистые тоны не действуют вовсе; растянутый одиночный тон дает уже эффекты; но вернее всего действует повторенный несколько раз, растянутый звук. Другими словами, эффекты отдельных звуковых влияний суммируются между собою. Влияния эти во всех без исключения случаях заключаются в отрицательных колебаниях отведенного тока, но даже на одном и том же препарате являются очень изменчивыми по силе. Они зависят именно от состояния раздражительности мозговой оси в момент действия звука. Падает, например, тон тотчас после того, как произошло сильное произвольное колебание, — звуковое отклонение бывает вообще слабо (0, 5, 8, 10, 12 sc.); действует, наоборот, звук незадолго до наступления произвольного разряда, — тогда маленькое отклонение, причиненное звуком, непосредственно переходит в разряд. Такое непостоянство эффектов делает, к сожалению, невозможным решение вопроса, как влияет на возбуждение *пр. м.* высота тона, — тем более, что в сфере 3 первых октав (от контроктавы кверху) я не нашел ни одного тона, который бы оказался совсем недействительным.

Что касается до механизма возбуждения *пр. м.* звуками, то его всего естественнее искать в механическом раздражении (род механической тетанизации) поверхности мозговой оси колебаниями воздуха. Не говоря уже о чрезмерной возбудимости последней к механическим толчкам, в пользу такого воззрения говорит и сходство звуковых влияний с эффектами слабого электрического раздражения той же оси (см. ниже).

КОСВЕННОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА

При опытах над двигательными нервами гальванические явления в стволах и проявления деятельности в мышцах составляют два параллельных и одинаково разработанных ряда, которые друг друга пополняют и контролируют. Иначе стоит дело с *пр. м.* Для гальванических явлений, вызываемых в нем раздражением, почти нет параллельных фактов в области движений. Существует, правда, систематический ряд опытов над экситомоторным действием электрического и химического раздражений нервов у лягушки*; но в этом исследовании опыты производились или над обезглавленными животными, лишенными продолговатого мозга, или над лягушками с отрезанными полушариями, тогда как теперешние наблюдения требовали бы в параллель себе опытов над животными с удаленными средними частями головного мозга. Нечего поэтому удивляться, если в последующем изложении, рядом с пробелами, встретится и некоторая произвольность в толковании явлений, — в тех именно случаях, где, ради разъяснения полученных фактов, будут делаться ссылки на только что упомянутое исследование. Поступать таким образом я считаю себя вправе на том основании, что экситомоторные эффекты на лягушках, обезглавленных и с удаленными полушариями, в сущности одинаковы; значит, в отношениях *пр. м.* к раздражению спинномозговых нервов нет ничего, что существенно отличало бы его от спинного мозга.

Раздражение *пр. м.*, отводившегося во всех опытах поперечным разрезом и передней продольной поверхностью, производилось или с седалищных нервов, или со спинного мозга. В последнем случае раздражающие (неполяризующиеся) электроды прикладывались к передним столбам. Раздражителями служили отдельные индукционные удары замыкания и размыкания постоянного тока, тетанизирование и поляризация

* Сеченов, Über d. elektr. u. chem. Reiz. d. sens. Rückenmarksnerv. d. Frosches, Graz, 1868.

в течение нескольких минут; в некоторых случаях употреблялось еще химическое раздражение поваренной солью.

Ради краткости, я сначала опишу то, что есть общего в действии летучего электрического раздражения.

10) При обсуждении относящихся сюда явлений нужно иметь в виду:

а) что связь *пр. м.* с седалищными нервами и даже с задней половиной спинного мозга нельзя представлять себе в виде непрерывных нервных волокон,

б) что *пр. м.* есть орган с очень изменчивой раздражительностью и

в) что паузы между его разрядами отличаются крайней неправильностью.

Соответственно этому, наблюдения следует начинать такими опытами, в которых раздражение (отдельные индукционные удары или быстрые колебания батарейных токов) падало бы на нервы или спинной мозг непосредственно вслед за окончанием произвольного разряда, и брать для опытов преимущественно такие препараты, в которых разряды были бы нечасты.

При таком условии слабые раздражения, вообще начинающие действовать, дают различные по величине, но всегда незначительные отклонения (от 0 до 15 sc.) в форме отрицательных колебаний. Если же раздражение падает незадолго до наступления произвольного разряда, то производимое им (раздражением) маленькое отклонение непосредственно переходит в разряд. Усиление, даже значительное, отдельных индукционных разрядов мало изменяет характер явлений; с усилением же батарейных токов действие их возрастает очень резко. Так, от одного Даниеля получаются едва заметные замыкательные колебания, да и те не всегда; а от трех — колебания, которые по величине превосходят произвольные разряды. Притом, чем сильнее постоянный ток, тем независимее его действие от момента, когда падает раздражение. Подобно сильным батарейным токам действуют и ряды индукционных ударов; для этого вовсе не нужно, чтобы они следовали часто

друг за другом — большие отрицательные колебания получаются и при условии, если ток первичной спирали замыкать и размыкать рукою.

Описанные явления должны быть отнесены, по их смыслу, в категорию так называемых отраженных возбуждений, потому что на лягушках с отнятыми средними частями головного мозга соответственное раздражение вызвало бы, наверное, отраженное перемещение. Значит, так или иначе, но в явления должна замешиваться деятельность центров *пр. м.*, и, следовательно, объяснение различных сторон явлений нужно искать в свойствах этих центров. В упомянутом уже исследовании о раздражении чувствующих нервов мною было установлено как для локомоторных центров задней половины головного мозга, так и для отраженных спинного, что они вообще относятся тупо к очень быстрым одиночным колебаниям тока, особенно в сравнении с двигательным нервом, но в то же время обладают значительной способностью суммировать эффекты отдельных толчков; и, далее, что сильные одиночные удары вызывают не отрывистые вздрагивания, а координированные движения. Аналогия между этими данными и описанными выше явлениями, очевидно, полная, потому что и различное отношение *пр. м.* к раздражениям в разные периоды пауз между разрядами легко выводится из существующих в настоящее время воззрений на свойства центров *пр. м.*, которыми объясняется периодичность его деятельности. — Воззрения эти в наипростейшей форме могут быть выражены так: центры продолговатого мозга непрерывно заряжаются энергией, разряжаются же периодически, каждый раз как заряжение достигает известной высоты. Все время, пока заряжение нарастает, раздражительность органа повышается; тотчас же за разрядом она значительно падает.

11) Рядом с этими фактами, в действии на *пр. м.* (с седалищных нервов) постоянных токов замечаются, по сравнению с общеизвестными влияниями их на двигательные нервы, некоторые особенности.

Первая из них заключается в том, что чувствующий нерв реагирует на замыкания и размыкания постоянного тока вообще слабее, чем двигательный. Так, «слабыми токами» в смысле Пфлюгера для чувствующего нерва следует признать ток в 2 Даниеля, потому что лишь при этой силе получаются постоянно замыкательные сокращения, независимо от момента, когда на нерв падает раздражение (т. е., вслед ли за произвольным колебанием, или некоторое время спустя). Замыкательные колебания при этой силе тока бывают всегда больше размыкательных.

Другая особенность, имеющая место при действии на чувствующие нервы «сильных токов», в смысле Пфлюгера (3 Даниеля), заключается в том, что к замыкательным и размыкательным колебаниям присоединяются признаки непрерывного возбуждения *пр. м.* во время поляризации, притом независимо от направления последней.

Приведу в виде примера несколько опытов [табл. 3]. Опыты 12 и 13 доказывают существование постоянного возбуждения *пр. м.* токами обоих направлений. В опытах 14, 15 и 16 приведена, так сказать, норма явлений. Наконец, отличие опыта 17 от прочих заключается в том, что здесь нерв поляризовался сильнее; там токами в 3 Даниеля, а здесь — в 4. Во всех опытах числа, соответствующие замыкательным и размыкательным колебаниям, отпечатаны жирным шрифтом. Замена между числами запятых точками повсюду обозначает учащение колебаний. Числа в таблице следует читать слева направо, как книгу. Это важно потому, что гальванические изменения, вызываемые каждым отдельным замыканием, можно сравнивать лишь с непосредственно предшествующим состоянием *пр. м.* Для направлений тока удержаны старые названия нисходящий и восходящий *.

Факт постоянного возбуждения *пр. м.* во время поляризации нервов токами обоих направлений выражен всего резче

* В нашем случае их удобнее было бы заменить словами: «центробежный» и «центростремительный».

[Таблица 3]

№ опыта	Перед раздражением	Ток нисходящий		Ток восходящий	
		замыкание	размыкание	замыкание	размыкание
12	21, 4, 8, 8	0 15.12.11. 8. 5. 9	19 4.6.6. 8.15. 16	28, 10, 14, 7, 20, 18	0, 17, 21, 19
		37. 23,19, 22, 4, 20.	3, 4, 20, 7, 25, 27	30, 22, 17, 20, 17	0, 16, 16.
13	45, 24, 23, 30, 32			45.1.20. 21. 24, 21,20. 17. 21.16	0, 20, 15, 16, 16, 14, 14,
		12.10.10.11. 16.15 15 14.12. 10. 10.8. 9. 8 11.13.14. 8 4.6.9	26.5.9.3. 3.8.2. 9 7.3.2.0 0.0...		
14	42, 50, 42, 40	12, 34, 35, 4, 22, 28	66.9. 9 12.12, 18, 14.	79, 30, 20	70, 15, 27
		8, 0 0 0	54, 16		
15	50, 61, 96 30, 45, 54, 65, 43, 25	22, 20, 95 66, 18, 43, 24, 24	3, 40, 23, 42, 58	113, 54, 32, 42, 46	3, 21, 45
16	25, 27, 31, 30	15, 21. 16, 22, 37, 17, 28, 16, 36	47, 20, 6. 10.18.22, 20, 90, 60, 63, 63	120, 20, 38, 60	3, 35, 72. 73
		68, 63, 50, 74	17 +70, 5, 64, 65		
17	20, 26, 30, 41	60, 28, 28, 30	28, 34, 29, 40	78 19, 30, 34, 28	0.53. 18.14. 33. 33. 33. 19. 28. 24.
				14, 25, 30. 29.21.18. 18.15.12. 15.20.18	41, 15, 45, 32
		40.17.40. 18.21.15 14.18.16	22, 6, 19, 15, 15.		

в опыте 13; здесь, как и в двух последних замыкательных периодах опыта 17, возбуждение выражается учащением произвольных разрядов, с более или менее заметным ослаблением отдельных отклонений. Что это явление, напоминающее собою дыхательный эффект слабой тетанизации бродящих нервов, есть, действительно, результат возбуждения, доказывают всего проще опыты слабой тетанизации седалищных нервов, о которых речь будет в следующем параграфе. Тут уже не может быть сомнения, что раздражением причиняется *постоянное возбуждение* органа, а между тем эффектом раздражения является учащение разрядов с ослаблением отдельных колебаний.

Усиление разрядов во время поляризации нервов встречается, наоборот, очень редко (например, в приведенных примерах нет ни одного такого случая); да и там, где оно есть, изменению подвергаются 1—2 колебания во время замыкательного периода вместо всего ряда их.

Что касается до вопроса, соответствуют ли замыкательные и размыкательные колебания тока требованиям Пфлюгеровского закона и для случая сильной поляризации, то здесь, с устранением опыта 17, оказывается следующее. В действии на *пр. м.* восходящего тока существует несомненное сходство с действием нисходящего на нервно-мышечный снаряд по Пфлюгеру, т. е. перевес замыкательных эффектов над размыкательными или даже отсутствие последних. Но в действии нисходящих токов на *пр. м.* встречаются очень часто уклонения от действия восходящих токов на двигательный нерв по Пфлюгеру, получаются именно колебания тока в *пр. м.* и при замыкании, чего бы не должно быть. Это обстоятельство заставило меня думать, что, может быть, «сильный ток» для двигательного нерва (3 Даниеля) в отношении чувствующего оказывается в сущности током «средней силы». Поэтому-то в опыте 17 и была употреблена батарея в 4 Даниеля. Но и здесь, как читатель видит, замыкание нисходящего тока произвело возбуждение, несмотря на то, что раздражение пало на нерв свежий, с неизменившейся еще раздражительностью. В этом же

опыте размыкательные колебания нисходящего тока вышли меньше замыкательных; да и в действии восходящего тока встретилось одно уклонение от Пфлюгеровского закона. Значит, дело не в том, что в опытах приведенной таблицы токи недостаточно сильны, а в том:

а) что согласие эффектов поляризации чувствующих (в отношении *пр. м.*) и двигательных нервов только приблизительное, — продолжающееся лишь до тех пор, пока в действие постоянных токов на чувствующие нервы не замешивается момент постоянного возбуждения спинномозговой оси, и

б) что чувствующий нерв способен возбуждаться сильными нисходящими токами.

12) Переходя теперь к явлениям поляризации спинного мозга, я должен прежде всего заметить, что электроды постоянного тока во всех опытах прикладывались к передним столбам спинного мозга, а продолговатый сообщался с гальванометром поперечным разрезом и передней поверхностью. Чтобы избежать по возможности вмешательства петель тока, раздражающие электроды нужно было удалить от места отведения, по крайней мере, на всю длину плечевого утолщения спинного мозга. Через это раздражающие электроды приходились, к сожалению, так близко к месту отхождения передних и задних корней для нижних конечностей, что поляризация спинного мозга должна была осложняться возбуждением массы чувствующих волокон (почти из всей задней половины тела). Это вредное осложнение (неизбежное при малости размеров спинного мозга у лягушки) я старался ослабить тем, что употреблял токи (1 и 2 Даниеля), действующие на *пр. м.* с нервов слабо. Но вопрос, будут ли такие токи «слабыми» и в отношении спинномозговых корней, остался нерешенным *. Поэтому приводимые ниже факты нельзя отнести к поляризации одного только спинного мозга. По этой же причине здесь будут приняты во вни-

* Этим показываются [в смысле «это показали бы». — *Ред.*] опыты с поляризацией задних корней для нижних конечностей, которые на больших экземплярах зеленой лягушки (R. escul.), вероятно, возможны.

мание лишь те факты, которые отличаются от описанных в § 11 эффектов поляризации нервных стволов.

Первое внимание было обращено, разумеется, на петли токов, врывающиеся в цепь гальванометра, — не настолько ли они сильны, чтобы маскировать действительные эффекты поляризации спинного мозга. С этой целью были сравниваемы между собою на одном и том же препарате замыкательные колебания тока при целости спинного мозга и при условии, когда он был раздавлен пинцетом на уровне электрода, ближайшего к месту отведения. Результаты приведены ниже [табл. 4]. Знак + перед числами, напечатанными жирным шрифтом, обозначает, что замыкательное отклонение произошло в сторону отведенного тока; минус (—) же обозначает обратное. Все прочие числа соответствуют произвольным разрядам. Нисходящим назван ток, которого положительный полюс лежит ближе к *пр. м.* и обратно.

Из приведенных чисел видно, что токи в 1 Даниель не дают в цепь гальванометра ощутимых петель; при токе в 2 Даниеля, хотя и существуют отклонения, которые можно истолковать, как петли, но они настолько незначительны, что маскировать эффектов поляризации, как увидим ниже, никак не могут. Следует, однако, заметить что в числе опытов с поляризацией спинного мозга, которых мною сделано 42, мне встретились 3, где замыкание тока тотчас же вызывало такое громадное отклонение магнита (в сторону отведенного тока при нисходящей поляризации, и наоборот), что я не решился компенсировать его и тотчас же закрыл побочное замыкание к гальванометру *. Через это причина явления осталась невыясненной. Верно только то, что она не заключалась в близости места поляризации к месту отведения тока, потому что, вслед за этими исключительными случаями, при том же положении электродов другие препараты давали отклонения обычной силы.

Помимо только что описанных редких аномалий, эффекты

* Поэтому при подобных опытах ключ всегда следует иметь под рукой.

[Таблица 4]

№ [опыта]	Сила тока	Состояние спинного мозга	Перед раздражением	Замыкания восходящего тока	Замыкания нисходящего тока
18	1 Даниель	Целый	8, 6	—410, 0, 0	+140,14,13,10
		Раздавленный	7, 6, 4	0, 4	0, 4, 10
19		Целый	22, 24, 25	—45, 38, 26, 20	—8, 32, 40
		Раздавленный	32	0, 31, 39	0, 30
20	2 Даниеля	Целый	19, 13, 13, 15	—115, 14, 15, 19	—7, 18, 28
		Раздавленный	8, 9, 18	—1, 5	0
21		Целый	23, 44, 39	—117	+20
		Раздавленный	10, 20, 12	— 15	0
22		Целый	45, 45, 54	—215	—179
		Раздавленный	21, 26	— 17	+19, 26

замыканий носят вообще следующий характер. В огромном большинстве случаев магнит отклоняется при обоих направлениях поляризующего тока в сторону возбуждения (т. е. дает отрицательное колебание отведенного тока) и всегда сильнее при токе восходящем. В случаях, когда отклонение изменяется с направлением поляризации, передвижение магнита происходит при восходящем токе в сторону возбуждения, а при нисходящем — в сторону отведенного тока; и здесь первое отклонение всегда сильнее второго. Наконец, бывают и такие случаи для нисходящего тока, где магнит, в первое мгновение по замыкании, дает небольшое колебание в сторону возбуждения. а вслед затем более значительное отклонение в обратную сторону. Примерами могут служить замыкательные колебания при целом спинном мозге в предыдущей таблице и соответственные явления в последующей. Двойные колебания в опытах 30 и 34 [см. табл. 5] изображены двумя числами с [знаками] — и +, стоящими друг над другом.

Если принять во внимание, с одной стороны, что токи, приложенные к спинному мозгу, должны неизбежно возбуждать продолговатый (уже и потому, что ими раздражается

масса чувствующих волокон), а с другой, что электротоническое движение в *пр. м.* — буде таковое существует — должно действовать на отведенный ток при нисходящей поляризации усиливающим образом, а при восходящей — наоборот, — то все приведенные факты легко объяснить одновременным происхождением в *пр. м.* возбуждения и электротона. Для этого следует лишь принять: 1) что в большинстве случаев гальванический эффект возбуждения пересиливает электротон; тогда, очевидно, отклонение при обоих направлениях тока должно идти в сторону возбуждения и быть для восходящего тока сильнее, чем для нисходящего, 2) что в некоторых, более редких случаях пересиливает, наоборот, электротон — это соответствует случаю, когда отклонение изменяется с направлением тока и бывает сильнее для восходящего; наконец, 3) что в некоторых, наиболее редких случаях анэлектротон бывает несколько задержан в своем развитии, так что первым эффектом является возбуждение. Как бы то ни было, но именно факты последнего рода и говорят самым положительным образом, что явления, названные в только что приведенном объяснении электротоническими, не суть ветви тока, врывающиеся в цепь гальванометра. Каким образом было бы тогда объяснить запаздывание этих отклонений против процесса, сравнительно столь медленного, как акт возбуждения? Правда, случаи двойственного колебания встречаются при описанных условиях как исключения; но в следующем параграфе будут указаны средства получать их, сколь угодно, часто.

Таким образом, *существование электротона в центральных частях нервной системы доказано.*

Ввиду только что достигнутого результата было крайне интересно видеть, не изменяет ли поляризация спинного мозга раздражительность продолговатого. Последний, с его произвольными разрядами, казался очень удобным объектом для решения вопроса, так как естественные выразители раздражительности — разряды — были налицо. К сожалению, именно здесь сопровождающий поляризацию акт возбуждения *пр. м.*

оказывается особенно вредным, так как эффекты его в отношении разрядов неизвестны. По этой причине подобные опыты в сущности еще преждевременны. Привожу же я их потому, что они, будучи сделаны с другой целью, по поводу вопроса о существовании электротона, дали один очень резкий результат, отличный от эффектов поляризации нервов, описанных в § 11.

Поляризуя спинной мозг нисходящими токами в 1 Даниель я получил из 18 наблюдений в 10 ясное усиление разрядов. При поляризации токами в 2 Даниеля процент таких случаев возрос до 72. Впоследствии у меня возникли сомнения отно-

[Таблица 5]

№ опыта	Сила тока	Перед нисходящим поляризационным [током]	Во время нисходящего поляризационного [тока]	После нисходящего поляризационного [тока]
23–27	1 Даниель	25, 26, 25	—40, 38, 46, 46	21, 32, 21
		26, 16	—210, 53, 50	30, 20
		4, 3, 1	—10, 13, 30	
		30, 33, 36	—90, 90, 68	37, 44
		37, 44	—93, 62, 76	20, 36
27		30, 30	0, 60, 51	33, 30
28–34	2 Даниеля	18, 32, 24	—108, 50, 88	43, 38, 25
		43, 38, 25	? 97	13, 16, 17
29		58, 15, 20	—42, 33, 95	17, 36, 20
			—6	
			135, 113	
30		27, 18	+35	
31		2, 3	+215, 16, 31, 39	0 0 0
32		14, 15	—3, 33, 37	3, 20
		3, 20	—3, 40, 33, 25	23, 5, 38
33		7, 12, 6, 9	—18, 15, 9, 6	2, 2, 7, 5
		2, 2, 7, 5	—11, 7, 9, 8	5, 8, 6
34		17, 22	—10, 12, 46	12, 24
		12, 24	—26, 2, 33, 34	31, 26
			— 5	
		31, 26	+7, 27, 24	21, 13

сительно этого результата, и потому я сделал 3 поверочных опыта (к сожалению, лягушки были в то время уже истощены зимней неволей) — во всех 3 получалось усиление разрядов (эти опыты приведены ниже, под №№ 32, 33 и 34). В вышеприведенной таблице [табл. 5] действие восходящей поляризации, вследствие непостоянства результатов, опущено, а из опытов с нисходящими токами приведены наиболее удачные. Числа, напечатанные жирным шрифтом, соответствуют замыкательным отклонениям; все же остальные — произвольным колебаниям.

Если взглянуть на числовые данные этой таблицы с точки зрения Пфлюгеровских законов поляризации нервов, то оказалось бы, что анод способен возбуждать продолговатый мозг — результат, который, с одной стороны, согласуется с фактом возбуждающего влияния анода на корковое вещество полушарий, найденным Гитцигом *, а, с другой, объясняет до известной степени вышеприведенный факт возбуждения анодом чувствующего нерва. Последнее — постольку, поскольку чувствующий нерв можно рассматривать как интегральную составную часть нервного центра. К сожалению, условия, при которых получен наш результат, слишком сложны, чтобы можно было сделать подобное сопоставление.

ЭФФЕКТЫ ТЕТАНИЗАЦИИ НЕРВОВ

13) Форма относящихся сюда опытов, именно тетанизирование седалищных нервов в течение нескольких минут, вытекла из результатов моих прежних опытов с продолжительным тетанизированием чувствующих нервов у лягушки. Соответственно этим результатам, я отмечал в новых опытах и первые, и последующие гальванические эффекты продолжающегося раздражения, равно как и явления, следующие за концом раздражения. Во всех опытах тетанизирование производилось индукционным снарядом с Гельмгольцевским придатком. Раздражались обыкновенно оба нерва, но и с одного получаются

* Unters. über d. Gehirn, Berl., 1879, стр. 32—36.

те же результаты. Во всех опытах *пр. м.* отводился поперечным разрезом и переднею [продольною] поверхностью.

а) *Слабое раздражение.* Установить для нашего объекта, при значительности колебаний его раздражительности от одного препарата к другому, такие силы тока, которые едва начинают действовать, невозможно, тем более, что следование разрядов друг за другом, имеющее изменяться под влиянием раздражения, отличается большой неправильностью. По этой причине эффекты оказываются не вполне постоянными даже для токов, которые с двигательного нерва приводят мышцу в сплошной столбняк, а на нашем препарате дают в начале действия значительное отрицательное колебание тока *; вот общий характер явлений, получающийся при таких условиях.

Когда отрицательное колебание совершилось, магнит подается несколько назад, удерживает более или менее стойко новое положение во все время последующего раздражения и производит, выходя из него, периодический ряд произвольных колебаний в сторону возбуждения. *Разряды эти обыкновенно меньше и чаще нормальных или же меньше и реже.* Перерыв раздражения всегда связан с отступлением магнита, вслед за которым через некоторое время появляются разряды или с уменьшенной частотой, если она во время раздражения была повышена, или обратно.

б) *Сильное раздражение.* С усилением раздражения первое отрицательное колебание вообще усиливается, но не столь равномерно, как этого можно было бы ожидать: иногда отклонения оказываются при сильных токах и на очень раздражительных объектах не больше тех, какие получаются на низких ступенях раздражительности объектов и силы токов. Если же один и тот же препарат раздражается несколько раз постепенно усиливаемыми токами, то начальные отклонения *всегда* ослабевают, так что иногда при 4-м, 5-м раздражении первичного отрицательного колебания почти не получается. Что

* При условиях моих опытов эти силы соответствуют отстоянию 2-й спирали от 1-й в 200 мм.

касается до действия сильного раздражения на произвольные колебания, то оно всегда заключается в *понижении величины и частоты разрядов, переходящем, при известной силе раздражения, в полную остановку их, длящуюся минуты.* При этом важно заметить, что остановка разрядов происходит при меньших силах тока *, чем остановка сердца с бродящего нерва. Нередко этот покой перерывается маленькими колебаниями уже в течение первых трех минут раздражения; по истечении же этого срока, колебания, даже и значительные, появляются почти наверное. Чем чаще повторяется раздражение на одном и том же препарате, тем меньше времени длится сплошная остановка разрядов.

Явления, следующие за сильным раздражением, тоже постоянны и начинаются тотчас или через несколько мгновений после перерыва раздражения значительным отрицательным колебанием тока (нередко превосходящим по величине нормальные произвольные разряды), за которым следует частый, иногда непрерывный ряд мелких отрицательных колебаний. В то время как происходят последние, магнит возвращается мало-помалу к нулевому положению, т. е. каждое мелкое отрицательное колебание сопровождается большим размахом магнита в противоположную сторону. Другими словами, в период мелких разрядов возбужденное состояние *пр. м.* еще продолжается, но постепенно убывает.

С целью пополнить аналогию этих опытов с моими прежними я раздражал седалищные нервы еще поваренной солью в течение нескольких минут и затем перерывал раздражение перестриганием нерва выше места раздражения. Результаты соответствовали случаю тетанизирования током средней силы: получается постепенное передвижение магнита в сторону возбуждения, прерываемое по временам произвольными разрядами, которые обыкновенно слабее, но не всегда реже нормальных. Иногда, впрочем, замедление колебаний достигает таких раз-

* В моих опытах силы эти соответствуют отстоянию 2-й спирали от 1-й в 100—75 мм.

меров, что в 2—3 мин. получается каких-нибудь два маленьких разряда. Перерыв раздражения всегда дает очень сильное отрицательное колебание с последующим рядом мелких разрядов. На очень раздражительных препаратах перерыв раздражения, длившегося около 3 мин., всегда приводит мышцы тазового отрезка в сильный столбняк, который, ради его способа происхождения, я назову *отражательным соляным столбняком*.

Сверх того, я подвергал тетанизированию спинной мозг и употреблял здесь, между прочим, такие токи, которые только что начинают возбуждать двигательный нерв, в приложении же к нашему объекту не вызывают еще отрицательных колебаний. Опыты эти интересны в том отношении, что иногда при столь слабых токах получалось явственное учащение разрядов без ослабления отдельных колебаний, тогда как раздражение токами средней силы, повидимому, действовало на разряды усиливающим образом. Впрочем, таких опытов сделано еще слишком мало.

В опытах приводимой ниже таблицы [табл. 6] числа, напечатанные жирным шрифтом, соответствуют начальным отрицательным колебаниям, все же прочие — произвольным разрядам. Запятые между числами обозначают меньшую частоту колебаний; точки, наоборот, бóльшую. Во всех опытах три соответствующих друг другу периода наблюдения (перед раздражением, во время и после него) продолжались равные времена, изменяясь в разных опытах от 2 до 5 мин., и повсюду были отмечаемы все происшедшие за это время колебания, так что изменение частоты можно видеть также и из числа колебаний. Пустые места в столбце «перед раздражением» показывают, что данное раздражение последовало тотчас за концом предшествующего, трехчленного периода.

Из результатов приведенных опытов всегда легко поддается объяснению факт остановки разрядов при сильном раздражении нервов. По внешнему виду он представляет полнейшее сходство с остановкой сердца при раздражении бродящего нерва.

[Таблица 6]

№ опыта	Форма раздражения	Отстояние спирали, в мм	Перед раздражением	Во время раздражения	После раздражения
35		200	10, 21, 10	22, 2. 3. 7. 15, 18	15, 13, 12
		150	27, 25		
		100		21. 8. 5. 9 .01.	10, 12, 11
36				2. 3, 7	11, 14, 19
				30, 13, 15	
	Слабо тетанизирован	200	40, 46 49	79, 26. 28. 16 23. 21. 24	17, 13, 15, 14
37 38		180		53, 11. 8. 11. 10 10,0	1, 1, 19
		180	20, 11, 11	51, 6. 7. 9, 8, 9	9, 3, 7
39		200	15, 25, 14, 16	50, 10, 11	5. 5. 7, 15
		170		46, 2, 17, 20	5, 8
		100		36, 0	21. 3. 2. 6. 3, 0
		100	29, 31, 18, 18	33, 3, 5, 10	19, 23, 17, 16
			Ток усилен		
40				32, 2, 2	42, 21, 17
			17, 34, 23, 27, 33, 24	195, 5, 5, 2	39, 14. 26, 23, 31
			Ток усилен		
41		100		39, 18	27, 9, 17, 18, 0
				26, 18	16. 7. 12, 0
42	Сильно тетанизирован		10, 10, 6, 24	19, 2	15, 12. 10. 6 6. 7. 8- 7. 6. 7
		75	8, 6, 8, 7	10, 1	30, 28. 19, 14 10, 0
			10, 14, 11	24, 3	
			32, 38	16, 4	25, 7, 19 9
				10, 30	54, 36. 24, 26
					54. 16. 20. 24. 27. 17
		83	35, 30	18, 6, 20	49. 21. 26, 27, 13

[Таблица 6]

(*продолжение*)

№ опыта	Форма раздражения	Отстояние спирали, в мм	Перед раздражением	Во время раздражения	После раздражения
			Ток усилен		
43	Сильно тетанизирован		27, 25, 26, 23, 50, 40, 23, 33, 74	16, 0 97, 0	50. 29, 22, 14 33. 17. 26. 37. 30. 7. 30. 30. 28
			Ток усилен		
		83	26, 32, 38, 32	64, 0	40, 25, 24, 16
			31, 30	54, 2, 1, 25	18. 21. 29, 17
44	Раздражение NaCl		16, 16, 16	13, 15, 5, 12, 13, 4. 3. 5. 13, 4	90. 20, 6, 19
45			32, 27, 23, 29	0, 4, 5	45. 33. 31. 33. 14. 17
46			11, 11, 14, 10	6, 6, 1, 1, 9, 10, 3	45. 2. 3. 13. 9
47			54, 20, 90, 123, 72	0, 35, 28, 26, 35, 32, 3, 65, 25	60, 21, 32. 20, 23, 20, 23, 23, 11, 23, 15
48	Тетанический спазм мозга		50, 52, 23, 18, 23, 29, 25	0, 28, 28, 25	
49			30, 38, 57, 22, 29, 25	0, 33, 27	5, 64, 69
50			20, 20, 17, 18, 21, 13, 16	0, 14, 13	23, 24
51			20, 22, 20, 21, 20	110, 90	8. 18.12. 18, 19, 49, 17
52			14, 20, 14, 15, 13, 13	90, 80	3. 8. 11, 11

В самом деле, в обоих случаях возбуждение приносится посредством центростремительных приводов органам, в которых происходят произвольные периодические возбуждения; и в обоих случаях сильным раздражением вызывается угнетение возбуждений, которое нельзя отнести к истощению или перевозбуждению двигательных механизмов. Следовательно,

подобно тому, как действие бродящего нерва на сердце считается актом торможения, и остановка разрядов при раздражении седалищных нервов, с таким же правом, должна быть рассматриваема, как акт торможения.

Что касается до прочих явлений, то истолкования их всего легче можно достичь сопоставлением явлений с результатами моих прежних опытов относительно влияния тетанизации и химического раздражения на чувствующие нервы лягушки (l. с., стр. 15—23). С этой целью я поставлю главнейшие результаты старых и новых опытов рядом:

Результат всякого продолжительного раздражения нервов двоякий; движения и ясные признаки угнетения отраженной способности.	Гальванический эффект всякого продолжительного раздражения двоякий; в начале отрицательное колебание, затем признаки угнетения деятельности *пр. м.*
При слабом раздражении преобладает или даже исключительно существует двигательный эффект.	При слабом раздражении рядом с отрицательным колебанием угнетения обыкновенно не бывает.
При раздражении средней силы оба эффекта получаются попеременно друг за другом; сначала движение, потом во время покоя угнетение отраженной деятельности.	Более сильные раздражения дают вслед за отрицательным колебанием остановку разрядов, прерываемую по временам произвольными колебаниями (например, в №№ 38, 40, 42 и 43 *).
При сильном раздражении угнетение отраженной способности есть преобладающее явление.	При сильном раздражении угнетение произвольных колебаний есть преобладающее явление.
Последовательные эффекты за слабым раздражением мало заметны; за более же сильным, — именно, если раздражение прерывается в период угнетения, — они выражаются сильным отраженным движением.	Последовательные гальванические эффекты за слабым раздражением мало заметны; за более же сильными, — именно, когда раздражение прерывается в период угнетения, — они выражаются сильным отрицательным колебанием.
Последовательные эффекты за продолжительным раздражением	Последовательные гальванические эффекты продолжительного

* При этом следует принять во внимание, что в новых опытах спинномозговая ось не питается кровью.

поваренной солью имеют такой же характер; кроме того, здесь замечается усиление отраженной деятельности.	раздражения поваренной солью заключаются в значительном отрицательном колебании с последующим рядом частых и мелких разрядов.

Аналогия между обоими рядами явлений оказывается полной, если сопоставить попарно: начальное отрицательное колебание с отраженным движением, учащение разрядов с повышением раздражительности нервных центров и, наконец, угнетение разрядов с ослаблением отраженной способности.

Равнозначность 1-й и 2-й пар не нуждается, я полагаю, в доказательствах. Что же касается до 3-й, то здесь, хотя внешнее сходство и полное — в обоих случаях акты угнетения, не могущие быть отнесенными к перевозбуждению или истощению нервных центров, — но сходство по существу требует еще доказательств. В самом деле, в остановке разрядов мы имеем настоящий случай торможения движений; относительно же сопоставляемого с ней «угнетения отраженной способности» сказать этого нельзя, потому что опытов, которые разъясняли бы сущность явления, нет; и его можно, следовательно, толковать, например, как результат изменения кожной чувствительности на периферии, а не как изменение в состоянии нервных центров. Другими словами, в 3-й паре сопоставляются. может быть, 2 совершенно разнородных явления. Итак, прежде, чем идти далее, необходимо было решить вопрос, угнетается ли возбудимость центров при тетанизации седалищных нервов, производящей остановку разрядов в *пр. м.*? С этой целью к опытам раздражения седалищных нервов и отведения *пр. м.* к гальванометру присоединялись пробные раздражения спинного мозга до и во время раздражения. Раздражителями были взяты замыкания постоянного тока (2 Даниеля), преимущественно в нисходящем направлении. При этом я рассуждал так: если тетанизация нервов угнетает раздражительность спинного мозга, то перевешивающий обыкновенно в эффектах

замыкания момент возбуждения будет ослаблен или вовсе уничтожен, и тогда при нисходящих токах замаскированное доселе электротоническое движение выступит наружу; а при восходящих токах просто получится ослабление отклонения в сторону возбуждения. Опыты подтвердили оба ожидания, как это показывают приводимые ниже примеры [табл. 7]. В последних перед числами, соответствующими замыкательным отклонениям, поставлены знаки + и —. Первые означают совпадение отклонения с отведенным от *пр. м.* током, а вторые — обратное. Перед произвольными разрядами, равно как нулевыми эффектами замыканий постоянного тока, знаков нет. Произвольные разряды, ради отличения их от прочих чисел, напечатаны жирным шрифтом. Стоящие друг над другом числа, соответствующие сложным замыкательным отклонениям, следует читать сверху вниз, потому что они происходили именно в этом порядке. Все же вообще числа таблицы нужно читать слева направо, как строки в книге, потому что этим определяется истинное положение произвольных разрядов среди искусственно вызываемых (т. е. раздражением спинного мозга) отклонений.

Если сравнить в приведенной таблице замыкательные отклонения с характером отрицательных колебаний, — до и во время раздражения (третьи отклонения в тройных колебаниях имеют особенное значение, и речь о них будет ниже),— то угнетающее действие тетанизации на возбудимость спинного мозга вытекает из чисел само собою. В этом же смысле говорит и обнаружение замаскированных дотоле электротонических движений при нисходящих токах.

Итак, в сопоставленных рядах опытов оба угнетения оказываются не только аналогичными, но даже тождественными между собою актами — различными формами проявления одного и того же центрального процесса. Оба состояния обязаны, в самом деле, своим происхождением вызванному раздражением нервов угнетению возбудимости спинномозговой оси, *акту отраженного торможения с чувствующих нервов.*

[Таблица 7]

№ опыта	Форма раздражения нерва	Эффекты замыкания			Направление постоянного тока
		перед тетанизацией	во время тетанизации	после тетанизации	
53	Тетанизирование	—10	—2 —2 +8; +10 —0,5 —3 +8; +4	—57	Нисходящий
54		—35	—6 —22 —9 —7 +41; +7; +9; +9 —3 —2 —2 —3 —2 +24; +15; +13; +10 —57 +11 —1; —1,5 +16; +15	—4; 62 60; —16; —6; +14	
55			—1 —3 —2 +28; +3; +7; —31	32; —73	
		—46	—0,5 —0,5 + 2,6; +4; —31	—0,5 —3 +2; 15, 12, 18;+2 —19 —30	
56		—61	0; 0; +8; —4; —6	42, 32. 27, 17; 0;32	
57		—51	—3; —3 —2 —4 +23 +19; +10; +7 —30 —48	—5 —4 +5; +4; 38 —30 —38	
			Тетанизация усилена		
		—18	—2 —3 —2 +8; +3; + 2; —11 —10	21; —13	
58	Тетанизирование	—145	—25; —46; —50; —96; —160		Восходящий
59		—220	0; —148; —150 —2		
60	Раздражение поваренной солью	—92	45, 55, 32; +50; +37 —3 +8	—2 19, 34; +3	Нисходящий
61		—78	48 —11. —3. —1 +2; +18; +11	—42 68, 28, 21; —35	

Теперь, когда сопоставлением новых опытов со старыми наблюдениями выяснилось значение отдельных фактов в тех и других, я расположу дальнейшие рассуждения в 2 рубрики: сначала рассмотрю гальванические эффекты нервной тетанизации в их взаимной связи; затем, при помощи вновь добытых фактов, сделаю итожный обзор всего учения о торможении рефлексов.

14) По первому пункту прежде всего возникает вопрос, в каком отношении стоят друг к другу результаты слабого и сильного раздражений нервов, т. е. учащение и остановка разрядов? При этом невольно приходит на мысль высказанная некогда Шиффом в отношении сердца теория истощения, по которой ускорение и торможение суть лишь различные ступени одного и того же действия; тем более, что раздражение седалищных нервов действует на *пр. м.*, не только угнетая, но и двигательным образом, и даже во время самого акта угнетения, как это показывает постоянное отклонение магнита в сторону возбуждения. Из явлений, последовательных за раздражением (опыты 39—47 [табл. 6]), легко, однако, убедиться в неприложимости этого воззрения к нашему случаю. Истощение двигателей предполагает в самом деле постепенное и медленное восстановление энергии, особенно при обескровленном состоянии органов. Мы же, наоборот, находим нередко усиление деятельности органа против нормы, и иногда тотчас вслед за перерывом раздражения. Явление носит такой характер, как будто в течение акта торможения в органе накопляется энергия и начинает проявляться взрывами, как только тормоз, мешавший проявлению, устранен. Другими словами, явление напоминает собою тот давно известный факт, что всякая долго угнетаемая реальная потребность проявляется с ослаблением гнета тем более бурно, чем дольше длился гнет. Я не сомневаюсь ни единой минуты, что в этом факте заключается одна из биологических основ закона революций, потому что и другая половина его — происхождение взрывов во время самого гнета — в моих прежних опытах выражается очень резко, а в теперешних,

хотя и слабо (вероятно, по бескровию спинномозговой оси), но, все-таки, выражается: продолжительное раздражение чувствующих нервов всегда вызывает, вслед за периодом угнетения, вторичные движения с тетаническим характером, превышающие по силе первичные движения, вызванные тем же раздражением — так гласят мои старые опыты *; если тормозящее раздражение нервов длится более 3 мин., то можно с большою вероятностью ожидать значительных произвольных разрядов во время периода угнетения — так говорят новые опыты.

Другое объяснение разбираемого отношения соответствует, может быть, господствующему в настоящее время воззрению на взаимную независимость регуляторов сердца, т. е. ускорителей и тормоза. К сожалению, у меня еще нет фактов для обсуждения вопроса в этом направлении. Не могу, однако, не заметить по этому поводу, что в смысле целесообразности независимое существование ускорителей и тормозов для животной локомоторной машины было бы не невероятно, ввиду присущей ей способности видоизменять в обоих направлениях свою деятельность под влиянием *качественно* различных импульсов.

Акт торможения можно было бы, наконец, рассматривать как частный случай того общего свойства чувствующих снарядов, которое выражается в Вебер-Фехнеровском законе. Внешние аналогии тут, в самом деле, имеются. Чувствования, как и наш процесс, суть последствия возбуждения центростремительных путей; приросты раздражения можно сравнивать с теми возбуждениями, которые лежат в основе произвольных разрядов; наконец, не подлежит сомнению, что последние как толчки должны быть чрезвычайно слабы в сравнении с тормозящими импульсами. Но при этом следует заметить, что для чувствующих органов основное раздражение и его приросты всегда считают действующими на одни и те же точки. Следо-

* L. c., стр. 16—10, b) и c).

вательно, признать разбираемую аналогию значило бы (чтобы снова не впасть в теорию истощения) или признать самостоятельное существование тормозов для чувствующих снарядов, или прибегнуть к гипотезе, что в центральной нервной системе, при возбуждении ее с периферии, развиваются интерференции, стоящие в зависимости от силы раздражения.

Относительно постоянного отклоненного состояния магнита в сторону возбуждения во время акта торможения нужно заметить следующее. Когда я получил первые результаты с остановкой разрядов, невольно явилась мысль, что, может быть, явление это зависит просто от того, что магнит уже претерпел максимальное отклонение в сторону возбуждения и идти дальше в этом направлении от периодических, сравнительно слабых толчков не может. Но как только стали наблюдаться явления, последовательные за раздражением, несостоятельность такой мысли обнаружилась вполне. В самом деле, деятельная реакция *пр. м.* наступает нередко вслед за перерывом раздражения столь быстро, что отклоненный магнит не успевает отступить нисколько; тем не менее, выходя из этого quasi-максимального отклонения, он делает самое сильное из всех последующих колебаний в сторону возбуждения. Не менее ясно говорит против этой мысли и то обстоятельство, что первичные отрицательные колебания при слабых нетормозящих раздражениях в среднем итоге не меньше соответствующих отклонений при сильном тормозящем раздражении, а между тем произвольные разряды в первом случае всегда происходят, и иногда значительные. Факт ослабления первичных отклонений с повторением раздражения дает даже повод думать, что торможение падает, вероятно, и на эти первичные отклонения; и в моих старых опытах есть один факт, который сильно говорит в пользу этого. Сильное раздражение седалищных нервов у свободно сидящей лягушки с отрезанными полушариями вызывает не отрывистый прыжок, как слабое раздражение, а какое-то медленное, как бы постоянно угнетаемое движение во всем теле, направленное к тому, чтобы избегнуть раздражения.

Что касается, наконец, до опытов над изменением возбудимости спинного мозга под влиянием тетанизации нервов, то здесь (помимо главного результата, о котором уже была речь) прежде всего бросаются в глаза тройные отклонения при замыканиях нисходящего тока. Начинаются они повсюду маленьким размахом в сторону возбуждения, в середине заключают электротоническое отклонение в обратную сторону, а кончаются всегда сравнительно сильным отрицательным колебанием. Какое значение имеют эти тройные колебания и именно характеризующее их третье отклонение? Ответить на этот вопрос, по счастью, нетрудно: если просмотреть места, занимаемые тройными отклонениями, то оказывается, что они происходят, когда уже и без того даны условия к близкому наступлению произвольных колебаний—являются именно или в позднейшие периоды раздражения, или вслед за его прекращением. В пользу такого толкования говорит еще и то обстоятельство, что во многих опытах вслед за тройным колебанием являлся произвольный разряд с отклонением, равным по величине предшествовавшему третьему члену тройного колебания (напр., 57 и 60 в опыте 54; 31 и 32 в опыте 55 и т. д. [табл. 7]). Но почему в периоде после раздражения замыкательные эффекты являются в форме то одиноких, то тройных колебаний? Это происходит, вероятно, потому, что возбудимость нижней половины спинного мозга остается после перерыва раздражения еще угнетенною, когда деятельность *пр. м.* уже восстановилась. Иначе нельзя объяснить себе результаты опытов 54, 56 и 61, где замыкания постоянного тока возбуждали *пр. м.* лишь слабо или вовсе не возбуждали, хотя произвольные разряды в то время уже восстановились.

В заключение я упомяну еще о гальваническом выражении угнетенной деятельности спинного мозга, вызванной тетанизацией седалищных нервов. Если отвести ток от поперечного разреза и продольной поверхности спинного мозга, отделенного от продолговатого, то в получающемся отклонении, как уже было раз упомянуто, не замечается ничего, подобного разрядам,

а только постоянное и настолько быстрое ослабление отведенного тока, что невольно является мысль об участии в этом движении, кроме умирания органа, еще и процесса возбуждения. И, в самом деле, если тетанизировать седалищные нервы, то движение магнита к нулю хотя и не прекращается, но становится значительно медленнее.

15) До появления моего исследования о раздражении чувствующих нервов у лягушки начатый мною вопрос о торможении рефлексов * со стороны экспериментальных основ находился в следующем виде.

Со всех искусственных поперечных разрезов спинномозговой оси лягушки, за исключением полушарий, поверхностное (поэтому преимущественно химическое) раздражение вызывает, рядом с двигательным эффектом, признаки ослабления отраженной способности, — но с разных мест в очень различной степени, если идти с поперечным разрезом спереди назад и мерить рефлексы по способу Тюрка в задних конечностях. Только с разрезов среднего черепного мозга и с верхних разрезов продолговатого подобное поверхностное раздражение дает сильные и распространенные по всему телу двигательные и угнетательные эффекты; с разрезом же спинного мозга (разумеется, в его верхней половине, так как рефлексы наблюдаются в задних конечностях) соответственные явления столь слабы, что легко просматриваются. Кроме того, со всех разрезов черепного мозга удается получить сначала угнетение и потом движение (иначе наблюдение угнетений было бы невозможно); но самым удобным пунктом в этом отношении являются разрезы зрительных чертогов, так как здесь движения развиваются не столь быстро вслед за раздражением, как в нижележащих слоях черепного мозга; с другой стороны, именно здесь можно получить угнетение посредством самых ничтожных раздражений (например при смачивании поперечного разреза кровью).

Эта разница между черепным и спинным мозгами в деле произведения угнетений, рядом с доказательствами, что послед-

* Physiol. Stud. über d. Hemmungsmech. и т. д., Berlin, 1863.

ние не зависят ни от боли, причиняемой животным раздражением, ни от каких-либо изменений в периферических частях нервной системы, составляла, как известно, главную основу учения об угнетающем действии головного мозга на рефлексы спинного. С целью придать основной мысли более осязательный образ я приравнял найденные мною факты к тормозящему действию vagi на сердце, но при этом тотчас же оговорился *, что в аналогии недостает одного члена. В самом деле, на сердце угнетение можно вызвать раздражениями, приложенными к периферической части всего снаряда; соответственно этому, следовало бы ожидать возможности вызывать угнетение спинномозговых рефлексов раздражением самого спинного мозга; но этого в прежних опытах не получалось.

Рядом с этим учением стояла масса экспериментальных и патологических наблюдений, которые показывали, что за всяким сильным, прямым или косвенным потрясением любого отдела центральной нервной системы следует период истощения или подавленности, во время которого все нормальные проявления данной области, — в том числе, конечно, и отраженная деятельность — угнетены или ослаблены. А. А. Герцен ** принял на себя труд придать этому накопленному материалу более определенный вид; и ему, в самом деле, удалось доказать для лягушки, что за всяким сильным (связанным в его опытах большею частью с разрушением), прямым или косвенным раздражением центральной нервной системы следуют, рядом с движением, угнетения, с тем же характером, что и в моих опытах.

Опыты Герцена побудили меня к систематической разработке вопроса о раздражении чувствующих нервов; таким образом, получилось исследование, главнейшие результаты которого были приведены в § 13. Учению о торможении движений оно оказало две услуги: с одной стороны, доказало несомненным образом, что угнетение от раздражения нервов не есть продукт истощения нервных центров, а, с другой, — пополнило пробел,

* Там же, стр. 47.

** Exp. sur les centres modér. de l'action réfl., Turin, 1864.

существовавший в аналогии механизмов, угнетающих сердечную и отраженную деятельности; а именно, показало, что тетанизация нервов производит угнетение отраженной способности и у обезглавленных лягушек.

Наконец, новыми, только что описанными опытами несомненно доказано, что результаты сильной тетанизации нервов суть настоящие акты торможения. Новых опытов с прямым раздражением нервных центров, однако, нет. Как же смотреть на старые?

На основании существующих в настоящее время и частью доказанных воззрений на роль нервных центров в нервных актах вообще, уже наперед следует ожидать, что эффекты прямого и косвенного (т. е. с нервов) раздражений спинномозговой оси лягушки будут в сущности тождественны. И мы имеем, в самом деле, в обоих случаях двигательные и угнетательные эффекты; последние происходят при прямом раздражении некоторых отделов головного мозга даже легче, чем с нервов, как это показывают угнетения с поперечных разрезов зрительных чертогов, происходящие при силах индукционных токов, едва начинающих возбуждать двигательные нервы.

Но чем объяснить тогда разноречие старых и новых опытов относительно роли головного и спинного мозгов в деле произведения угнетений? — По старым опытам, над прямым раздражением эта роль принадлежит только головному мозгу; а по новым, угнетение происходит с нервов и в спинном мозгу. Объясняться это должно местными разницами в устройстве путей, соединяющих полушария с отражательными центрами спинного мозга. Часть этих путей от полушарий до верхних отделов *пр. м.* устроена так, что раздражение (поваренной солью) с поперечных разрезов даже в тонких слоях вызывает распространенные по всему телу движения и угнетения, тогда как раздражение тонких слоев спинного мозга не дает ничего подобного. Когда же раздражается у обезглавленного животного чувствующий нерв, раздражение падает, очевидно, на бóльшие участки спинного мозга.

Если принять во внимание, что вся вообще регуляция

движений, с положительным и отрицательным характером, выходит из головного мозга, то подобное устройство путей представляется наиболее естественным. Где, как не в головном мозгу, лежать тем точкам, из которых начинаются прямые ходы ко всем пунктам тела? А так как регуляция движений повсюду двойственна, то понятно, что в головном мозгу должны лежать точки, из которых выходят положительная и отрицательная, т. е. двигательная и тормозящая регуляции. Если бы опыт прямого послойного раздражения головного мозга всегда давал параллельность обоих эффектов, то в этом заключалось бы указание, что исходные пункты обеих регуляций однородны. Но опыты показывают по сие время противное: с поперечных разрезов зрительных чертогов получаются, например, угнетения чаще и резче, чем с верхних слоев *пр. м.*, где, наоборот, раздражение легче вызывает движение. Поэтому и приходится принять раздельность в головном мозгу тех точек, из которых выходят импульсы к общим движениям и общим угнетениям.

При таком взгляде на дело процесс торможения спинномозговых рефлексов, вызываемый раздражением средних частей головного мозга, следует относить в спинной мозг как периферическую часть снаряда, а на средние части головного мозга, — мои прежние «тормозящие центры», — смотреть, как на исходные пункты тормозящего аппарата, вроде, например, мест рождения в *пр. м.* тормозящих волокон Виллизиева нерва, или, лучше, вроде тех путей, которые идут от этих мест рождения вперед и пронизывают зрительные чертоги. Говорю «лучше» на том основании, что раздражение разрезов зрительных чертогов, подобно раздражению *пр. м.*, останавливает сердце.

Таким образом, все главные результаты моей первой работы о торможении рефлексов подтвердились: результаты раздражения средних частей головного мозга оказались, действительно, случаями тормозящего влияния головного мозга на рефлексы спинного, а соответственные эффекты периферического раздражения — случаями отраженного торможения.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ [30]

ПРЕДИСЛОВИЕ

Издавая в переработанном виде лекции, читанные мною в 1889—1890 гг. врачам в Москве, я имею в виду прежде всего представить на суд специалистов попытку внести в описание центральных нервных явлений физиологическую систему на место господствующей по сие время анатомической, т. е. поставить на первый план не форму, а деятельность, не топографическую обособленность органов, а сочетание центральных процессов в естественные группы. В выборе наиболее удобного и вместе с тем естественного начала для классификации центральных актов колебаний быть не могло. — В настоящее время едва ли кто сомневается в том, что центральная часть нервной системы, представленная у позвоночных спинномозговой осью, работает не иначе, как под влиянием воздействий извне. История многообразных превращений этих импульсов в сфере нервных центров и составляет собственно физиологию последних. Сущность превращений известна нам крайне мало, но мы знаем два конечных результата, которыми они проявляются — чувствование и возбуждение рабочих органов к деятельности. Если под «чувствованием» разуметь только сознательные формы его, то первая категория проявлений оказалась бы значительно у́же второй; но развитие физиологии показало, что «сознательность» не составляет необходимого атрибута чувствования — мы уже знаем степени сознательности. — Поэтому принимают, что за воздействием извне в некоторых отделах нервных центров развивается чувствование в сознательной форме, а в других — «нечто», эквивалентное чувствованию,

для чего нет лишь словесного термина. При этом наблюдения показывают, что оба проявления, чувствование на разных ступенях развития и возбуждение работ, остаются разъединенными друг от друга лишь в исключительных случаях, и, вероятно, только с виду, — обыкновенно же они *являются согласованными между собою в смысле достижений определенных целей*. Вот это-то согласование обоих проявлений — чувствований с движениями, — как постоянный спутник нервных явлений, вызванных влияниями извне, и взято мною за основное начало для классификации центральных актов. В начале книги я представляю подробное развитие этой мысли на основании существующих наблюдений, чтобы показать, в какой мере принцип приложим к нервным явлениям вообще, и на какие лады он осуществлен в устройстве и деятельности различных нервных снарядов. Нет сомнения, что приложимость его идет далее означенных там границ, — в высшей степени вероятно, что начало это лежит в основе иннервации всех вообще органов и тканей, насколько она идет из спинномозговой оси. — Но ввиду того, что роль спинного и головного мозга мало-мальски выяснена только в отношении влияний, действующих на центры через так называемые органы чувств и в отношении деятельностей мышц костного скелета, я выбросил из описания все, что лежит вне этого круга. Думаю, что через это суть дела не пострадала, потому что при настоящем состоянии наших знаний главное содержание физиологии спинного и головного мозга составляет даже в руководствах учение о совокупной деятельности органов чувств и движений в сфере костного скелета, все же остальное имеет значение отрывочных вставок.

НАЧАЛО СОГЛАСОВАНИЯ ДВИЖЕНИЙ С ЧУВСТВОВАНИЕМ

1. С тех пор, как современная физиология доказала, что на животное тело можно смотреть, как на своеобразно устроенную машину, все работы которой направлены, в конце концов, к поддержанию индивидуального существования, общее зна-

чение нервных актов в жизни тела было найдено: *в этих границах деятельности, притом как часть животной машины, нервная система не может работать иначе, как на счет внешних сил, и деятельности ее в свою очередь должны быть направлены к тому, чтобы поддерживать индивидуальную жизнь*, т. е. сохранять, наперекор разрушающим влияниям, анатомическую и физиологическую целость тела. Правда, сфера участия нервной системы в рабочих процессах еще не определена в точности, да и самая форма его не установлена как следует в физико-химическом отношении; но, с другой стороны, везде, где нервные влияния на рабочую деятельность сказываются особенно резко и где связь между нервной системой и рабочим органом очевидна, физиологическое отношение между ними, как частями машины, всегда проявляется на один и тот же лад. *Нервная система есть всегда инициатор деятельности рабочего органа*. Таково именно отношение между нервной системой, с одной стороны, — всеми мышцами тела и некоторыми из желез (слюнными, потовыми, слезными и пр.) — с другой. Подобно тому, как фабрикация различных соков распределена между различными железами, так и различные виды движения распределяются между раздельными группами мышц, из коих одни производят, например, сгибание или разгибание членов, другие — суживают или расширяют просвет трубчатых органов, третьи — двигают туловищем и пр. Кроме того, одни из мышц сокращены непрерывно, другие работают правильно периодически; временами работа их то усиливается, то ослабевает или вовсе останавливается и пр. Словом, деятельность названных рабочих органов с виду крайне разнообразна: но тем не менее зависит она от нервной системы на один и тот же лад — нарушьте каким бы то ни было образом связь органов с последней, и вся их деятельность сразу прекращается. Но это еще не все. На мышце, отделенной от нервной системы, легко показать прямыми опытами (искусственного раздражения), что она сохраняет способность производить свойственную ей работу, если заменить нормальные импульсы из нервной

системы искусственными (раздражающими) толчками. Значит, мышцу, вне ее связи с нервами, можно рассматривать, как существенную часть машины, предназначенной производить механическую работу, а нервный снаряд ее считать придатком, который, смотря по потребностям организма, пускает машину в ход или останавливает ее, усиливает или ослабляет ее деятельность. Но такие придатки в машинах называют обыкновенно регуляторами, следовательно:

в отношении мышц и многих желез как рабочих органов нервная система представляет собрание разнообразных регуляторов их деятельности; притом действие регуляторов должно быть согласовано с интересами организма, в смысле обеспечения анатомической и физиологической сохранности тела.

В большинстве общеизвестных машин регуляцией заведует машинист, — его рука пускает в ход тот или другой придаток. Но есть в машинах и такие регуляторы, которые заменяют руку машиниста, приходя в целесообразную деятельность, как говорится, сами собой, но в сущности — под влиянием изменяющихся условий в ходе машины. Наиболее известным примером такого регулятора может служить предохранительный клапан в паровиках Уатта. По мере того, как напряжение пара в котле возрастает за известный предел, клапан сам собою увеличивает отверстие для выхода пара вон, и наоборот. Таких приспособлений известно множество и все они носят название анатомических регуляторов.

В животном, как самодействующей машине, регуляторы, очевидно, могут быть только автоматическими, т. е. приводиться в действие измененными условиями в состоянии или ходе машины и развивать деятельности, которыми эти неправильности устраняются. Только при этом условии самодействующий регулятор способен заменять руку машиниста, руководимую разумом. Отсюда уже легко понять, что устройство регуляторов должно отвечать следующим двум основным условиям: снаряд должен быть чувствителен ко всяким нарушениям

правильности в состоянии или ходе машины и направлять деятельность рабочих органов к устранению вытекающих отсюда неудобств для организма.

Нервные регуляторы так и устроены. — *Первое условие представлено в них деятельностью сигнальной части снаряда, дающей разные степени и формы чувствования; а второе — приспособлениями, координирующими деятельность рабочих органов.* Первой половиной приносятся в центральную нервную систему определенные сигналы или знаки о состояниях и ходе машины, а вторая производит соответственные им двигательные реакции, потому что деятельности обеих половин всегда согласованы с той целью, ради которой служит регулятор. Таким образом, говоря вообще,

самой существенной стороной в деятельности нервных регуляторов является согласование движений с чувствованием.

Нервных регуляторов в теле множество, и чувствование повсюду играет в сущности одну и ту же сигнальную роль; но проявление его и отношение к той части снарядов, которой вызывается движение, представляют большие разницы. Последними я и воспользуюсь, чтобы установить главнейшие типы регуляций. Вместе с этим мы получим основы для рациональной классификации актов чувствования, так как в деятельность регуляторов замешаны обе стороны чувствования, которыми определяется его смысл для жизни тела — и качественное проявление, и связь с движением. Описывать различные категории регуляций я буду, ради большей ясности, на примерах.

2. Первую категорию образуют деятельности наиболее простых снарядов, служащих, так сказать, провинциальным или дробным интересам тела, — снарядов, обеспечивающих анатомо-физиологическую целость отдельных частей животной машины.

В глазу три таких регулятора: мигательный, слезный и фотомоторный. Первые два действуют совместно, обеспечивая целость и прозрачность передней части глазного яблока. Производимый ими эффект можно без всякой натяжки уподобить

протиранию стекла мокрой тряпкой. Деятельность обоих вызывается внешними влияниями на чувствующую поверхность глазного яблока, и убедиться в этом можно на множество ладов. Нормальные внешние влияния так слабы, что не ощущаются нами; но стоит тем же влияниям несколько усилиться (ветер, холодный воздух, летучие едкие вещества и пр.) и, рядом с сознаваемыми ощущениями, они вызывают усиленное слезотечение и мигание. Так же действует и всякая попадающая в глаз соринка. Наоборот, держание глаза закрытым устраняет мигание. Акты начинаются раздражением чувствующей поверхности глазного яблока (волокна тройничного нерва), и возбуждение переходит, с одной стороны, на круговую мышцу век (через волокна личного нерва), с другой — на слезоотделительную железу (через слезные ветви тройничного). Оба явления принадлежат к разряду рефлексов и как таковые становятся невозможными, когда чувствующая поверхность разобщена с отражательным центром (перерезкой тройничного нерва). Деятельность третьего механизма заключается в регулировании количества света, падающего на сетчатку, путем сужения зрачка, по мере усиления света. Это в свою очередь рефлекс (с волокон зрительного нерва на волокна m. oculomotorii), происходящий вне нашего сознания (в еще большей степени, чем предыдущие).

Спускаясь по голове ниже, мы находим в акте чихания, вызванном раздражением внутренней чувствующей поверхности носа, проявление деятельности снаряда, защищающего вход в дыхательные пути против проникновения туда инородных тел и раздражающих веществ. Двигательную половину акта составляет наполнение легкого воздухом через рот с последующим сильным и отрывистым обратным током воздуха из легкого через нос наружу, к чему нередко присоединяется усиленное отделение слез (выводимых наружу через полость носа). Акт — опять рефлекторный.

Если человек, лежа на спине, закинет голову настолько назад, чтобы в нос можно было налить осторожно воды (форма

опыта Э. Г. Вебера), то задний выход носовой полости замыкается, как при глотании, небной занавеской. Акт — опять рефлекторный и соответствует по смыслу захлопыванию клапана на протяжении дыхательных путей.

В гортани встречаем подобные же защитительные механизмы. Кверху от голосовых связок раздражение чувствующей оболочки гортани вызывает отраженное замыкание голосовой щели, что соответствует захлопыванию клапана, направленному против проникания инородных веществ вниз. Если же этот вход пройден инородным телом, и слизистая оболочка раздражается под голосовыми связками, то раздражение вызывает кашель, акт выталкивания, соответствующий по смыслу чиханию.

Полость рта защищена против действия раздражающих веществ слабее, но все-таки защищена отраженным слюнотечением, вслед за раздражением стенок полости рта. Слюноотделительные рефлексы целесообразны, впрочем, и в другом еще отношении: совпадая по времени с поступлением пищевых веществ в полость рта и актами жевания, они являются целесообразными приспособлениями, в смысле экономного расходования пищеварительного сока, — наступают именно тогда, когда сок нужен для пищеварительных и глотательных целей.

На пути из рта в желудок, в месте, где глотание из акта, подчиненного воле, становится непроизвольным, существуют нервно-мышечные приспособления против проникания пищи в нос и дыхательные пути, происходящие помимо нашего сознания; но рядом с ними есть и такие механизмы, рефлекторная деятельность которых сознается всяким, — я разумею позывы на рвоту при раздражении нёбной занавески или корня языка и позывы на глотание, совпадающие с катаральным набуханием язычка (uvulae).

В желудке известны три регулятора: отделение желудочного сока под влиянием раздражения слизистой оболочки во всех местах, усеянных пепсинными железами; рефлекторная рвота при раздражении слизистой оболочки близ вход-

ного отверстия и, наконец, спазматическое замыкание выходного отверстия (sphincter pyloricus) вслед за наполнением желудка пищей. — Из тела животного, убитого тотчас после еды, можно желудок вынуть, и он не опорожняется, как бы ни был сильно растянут пищей. Целесообразность первых двух актов понятна из вышеприведенных аналогичных примеров; что же касается третьего, то целесообразность его определяется тем обстоятельством, что для переваривания пищи в желудке требуется время; значит, открытый выход из этой полости был бы актом нецелесообразным.

Деятельность всех описанных механизмов представляет следующие общие стороны: все они обеспечивают целость отдельных частей или органов тела, и во всех случаях акты происходят по типу рефлексов или отраженных движений с машинальным однообразием и правильностью: за раздражением чувствующей поверхности роковым образом следует движение всегда одного и того же рода. Но рядом с этим между явлениями есть и большие разницы со стороны осложнения их актами сознательного чувствования и вмешательствами воли. Одни (например, действие желудочного жома, или отделение желудочного сока) лежат вне сферы обоих влияний; другие, не подчиняясь воле, требуют, повидимому, сознательных ощущений (чувство тошноты и рвоты); третьи не требуют, наоборот, для происхождения сознательности ощущений, но подчинены до известной степени воле, которая может не только воспроизводить движения намеренно, без всякой стимуляции, но также угнетать их, когда поводы к движению существуют (мигание и кашель). Говорить о причинах таких разниц в нашем беглом обзоре невозможно, — заметим пока лишь следующее: сложности явления должна соответствовать сложность устройства регулятора.

3. На границе между этой категорией регуляций и последующей я ставлю акты опорожнения мочевого пузыря и прямой кишки от их содержимого. По достигаемому регуляторами результату оба акта равнозначны выше разобранным: обоими

обеспечивается функциональная целость известных органов. Но чувствование, которым начинаются акты, здесь уже всегда сознательное, и сигнальное значение его выступает с особенной ясностью. Я разумею позывы на мочу и выведение кала, в основе которых лежит, как известно, чувственное раздражение слизистой оболочки пузыря и прямой кишки близ выходных отверстий содержимым той и другой полости. Другая, с виду существенная разница этих регуляций от предыдущих заключается в том, что здесь двигательная реакция не связана столь роковым образом с сигнальным знаком, как там: человек, получив такой сигнал, может и не послушаться его голоса; так что акт опорожнения обеих полостей становится, до известной степени, актом произвольным. Пренебречь позывом человек может из самых разнообразных побуждений, следовательно, между сигналом и целесообразным движением становится не только воля, но и рассуждение. Кто не знает, наконец, что опорожнение обеих полостей может быть намеренным без всякого чувственного сигнала?

Следует ли, однако, заключить из этого, что наши новые регуляторы устроены совсем по-другому типу, чем прежние, что здесь сигнальная и двигательная половины разъединены, а там неразрывно связаны друг с другом, — действительно, как части какой-нибудь машины.

Наблюдения и прямые опыты говорят положительно противное. Нервные снаряды пузыря и прямой кишки родятся у человека готовыми на свет и приводятся в действие в первые месяцы жизни, конечно, не сознательно-произвольной иннервацией. У взрослого они тоже могут работать бессознательно. Известно далее, что человек властен не слушаться сигналов лишь до известной степени. Позыв, вначале несильный, может с течением времени сделаться настолько настойчивым, что человек ему уступает. А неудержимые позывы при искусственных раздражениях шейки мочевого пузыря или такие же позывы в натужных поносах! Явно, что и здесь, как в кашле, угнетающее действие воли на движение, при посредстве которого про-

исходит разъединение между сигнальной и двигательной половиной акта, имеет границы. Не нужно забывать, кроме того, что в пузыре действию detrusoris urinae противодействует мышечный и эластический жомы в шейке; поэтому удерживать мочу вообще легче, чем удерживаться от кашля.

Итак, в деятельности обоих регуляторов нет собственно ни единой черты, которая не встречалась бы порознь на снарядах первой категории. Разница между нервными актами опорожнения пузыря и кашля даже менее, чем между кашлем и действием желудочного жома.

4. Вторую категорию регуляций представляют так называемые *системные чувства* с их двигательными влияниями. Общим фоном для относящихся сюда многообразных проявлений служит то смутное валовое чувство (вероятно, из всех органов тела, снабженных чувствующими нервами), которое мы зовем у здорового человека чувством общего благосостояния, а у слабого или болезненного — чувством общего недомогания. В общем фон этот хотя и имеет характер спокойного, ровного, смутного чувства, влияет, однако, очень резко не только на рабочую деятельность, но даже и на психику человека. От него зависит тот здоровый тон во всем, что делается в теле, который медики обозначают словом vigor vitalis, и то, что в психической жизни носит название душевного настроения. Фон этот не всегда, однако, остается спокойным: время от времени в нем происходят нормальные возмущения, и когда это случается, из общей чувственной картины выделяется та или другая специальная форма системного чувства, которая и становится тогда господствующей. Таких нормальных, или физиологических, форм мы знаем несколько: голод, жажда, половое чувство, позыв на деятельность, усталость и сонливость; у патологов же этих форм, как видоизменений чувства недомогания и боли, множество; о последних мы, однако, говорить не будем.

Все физиологические формы системного чувства имеют следующие общие стороны. Везде чувство отличается такой же нерасчленяемостью, как в случаях первой категории, пред-

ставляя, как там, одни лишь колебания в силе. Подобно предшествующим двум переходным формам, системное чувство имеет всегда характер *позыва* (позыв на еду, питье и половое удовлетворение, на деятельность, отдых и сон); поэтому, появляясь периодически, оно исчезает вместе с удовлетворением позыва. На этом же основании чувство развивается постепенно и столь незаметно, что уловить его начало невозможно. Но раз развившись до известной степени, оно всегда доходит до сознания и влияет, подобно основной смутной форме, очень резко даже на психику. Возрастая же в еще бо́льших размерах, чувство приобретает, наконец, столь резко выраженный импульсивный характер, что становится, *через посредство психики*, источником для многообразных сложных деятельностей, направленных к удовлетворению позыва. К общим же характерам системных чувств следует отнести их топографическую неопределенность. Это значит следующее: сознаваемые человеком ощущения первой категории относятся им (и всегда правильно) к той именно местности, где раздражение падает на чувствующую поверхность — причина мигания относится к глазу, причина чихания — к носу и т. д.; тогда как голод, жажду, сонливость, половое чувство и пр. отнести к определенному месту невозможно.

На каком же основании можно сопоставлять этот ряд крайне сложных явлений с описанными выше случаями первой категории?

Явления здесь, действительно, несравненно сложнее, чем там, но по своему основному смыслу они все-таки представляют проявления деятельности устроенных известным образом регуляторов: голод и жажда, с чувством насыщения, регулируют правильность пищевого прихода; усталость служит сигналом для прекращения деятельности; одышка от недостатка воздуха усиливает дыхательные движения и пр. Во всех этих случаях за чувством остается, как и прежде, значение сигнала, и знак вызывается, как в машинах, измененными условиями в их ходе. Правда, для большинства системных чувств не най-

дено частей, эквивалентных чувствующим поверхностям тела, так что образ происхождения их остается темным; но для общего смысла регуляции это — вопрос второстепенный, вопрос деталей; существенно то, что изменение в состояниях тела сигнализируется в нервные центры и возбуждает целесообразные реакции. То же следует сказать и о другой разнице в действии снарядов первой и второй категории: дробные регуляторы управляют лишь небольшими группами мышц, а системные — приводят в деятельность всю двигательную машину тела; но ведь и цели регуляции в обоих случаях неодинаковы: дробными обеспечивается целость маленьких участков тела, а этими — целость всей животной машины разом. Наконец, и со стороны осложнения актов вмешательством сознательного чувства и воли разница между явлениями обеих категорий не принципиальная. В нормальных условиях деятельность дробных регуляторов действительно имеет машинообразный характер, а здесь сознательно-произвольный; но последнее верно лишь в известных границах. — У животного при сильном голоде, во время одышки и пр. деятельность имеет вынужденный характер; с другой стороны, мы видели, что нормальная деятельность снарядов, опоражнивающих пузырь и прямую кишку, представляя ряд сходств с регуляциями первой категории, носит, подобно действию системных регуляторов, характер сознательно-произвольный.

Значит, основные черты устройства регулятора остаются и здесь прежние, только связь между сигнальной и двигательной частью становится все более и более подвижной и сложной.

5. В промежуток между второй и последующей категорией следует поставить ту смутно сознаваемую систему ощущений смешанного происхождения, которая сопровождает всякое мышечное движение или, точнее, всякое перемещение частей костного скелета друг относительно друга. Для краткости (хотя и неправильно) эту сумму ощущений обозначают иногда словом «мышечное чувство». Другую промежуточную форму составляет система кожных ощущений, за исключением, впро-

чем, осязательных, которые относятся уже в последующую третью категорию.

Из жизненной практики всякому известно, что человек управляет своими движениями при посредстве двух чувств: зрения и осязания. Под контролем глаза движение направляется к достижению известной (видимой или мыслимой) цели, а достижение последней сигнализируется для сознания тем же глазом или осязанием, или обоими вместе (иногда и прочими чувствами). Но ведь и слепой умеет управлять движениями своих членов, и если он способен давать им надлежащее направление, значит, и у него имеется какое-нибудь другое контрольное чувство, эквивалентное зрению. Такое чувство есть в самом деле, но оно присуще как слепому, так и зрячему, и заключается в нашей способности чувствовать и оценивать с известной верностью всякое изменение в относительном положении частей собственного тела, равно как и самый акт перемещения их, происходит ли последнее пассивно или произведено сокращением мышц. Ощущения, которыми сопровождаются такие перемены, имеют смешанное происхождение, родясь из натяжений и расслаблений кожи и подлежащих слоев, преимущественно вблизи сочленений, равно как из активных сокращений и пассивных растяжений участвующих в перемещении мышц. Нет сомнения, что ощущения эти, несмотря на их смутность, играют руководящую роль в деле координации сокращений отдельных мускулов, хотя уловить механизм такой регуляции путем опыта до сих пор не удается. Чувственные основы тех понятий, которые мы выражаем словами: верх, низ, перед, зад, правое, левое, прямо, вперед, поворот, подъем, наклон, скорый, медленный, отрывочный и пр., суть показания мышечного чувства.

Понимаемое в таком обширном смысле мышечное чувство может, следовательно, назваться ближайшим регулятором движений и в то же время чувством, которое помогает животному сознавать в каждый данный момент положение собственного тела в пространстве, притом, как при покое его, так и при

движении. Оно представляет, следовательно, одно из орудий ориентации животного в пространстве и времени. Как таковое, мышечное чувство служит, очевидно, валовым целям организма и родится, подобно системным чувствам, не из какого-нибудь отдельного маленького участка тела, а из целых систем чувствующих органов. Будучи далее столь же смутным, как системное чувство, оно в противность последнему способно уже значительно видоизменяться, смотря по местности, из которой родится, и по характеру движения. Последним свойством оно уже напоминает чувствования более высокого порядка, но по своей полной бесстрастности стоит совсем особняком.

Коже присущи, помимо осязательных, тепловые и болевые ощущения. Первые из них (тепловые), по их малой способности вызывать у животных двигательные реакции, изучены очень плохо и касаться их мы не будем. Болевые же ощущения служат, наоборот, источником самых разнообразных движений и изучены в отношении их связи с последними сравнительно подробно. Общий смысл относящихся сюда явлений вытекает из следующего. Способность чувствовать боль развита по всей поверхности кожи, и в какой бы ее точке боль ни причинялась, она повсюду сопровождается и у животного, и у человека целесообразными движениями одного и того же смысла: устранить, оттолкнуть причиняющую боль причину или уйти от раздражителя. Такие реакции в отношении к каждой точке кожи в отдельности носят характер невольных движений и называются кожно-мышечными рефлексами; вся же сумма реакций, отнесенная ко всей поверхности кожи, является выражением деятельности крупного системного снаряда, обеспечивающего целость всей внешней поверхности тела, которая, очевидно, подвергается во время жизни животного наибольшим случайным насилиям.

В основных чертах устройство кожно-мышечных снарядов повторяет собою то, что было сказано выше о наипростейших регуляторах, в которых рабочий орган подчиняется воле. Целесообразный кожно-мышечный рефлекс может происходить

без сознания и с машинообразною правильностью, но также осложняться сознательными ощущениями, с вмешательством воли, и может, наконец, воспроизводиться намеренно, без участия какого бы то ни было чувственного раздражения. Все отличие этих явлений от деятельности простых дробных регуляторов заключается в том, что здесь работает неизменно одна и та же группа мышц в одном и том же направлении. а там мышечная группировка может разнообразиться в значительных пределах и по числу работающих мышц, и по порядку сочетания их деятельностей во времени.

6. Последнюю категорию регуляций составляют деятельности высших органов чувств с их двигательными последствиями.

К высшим органам чувств причисляют обыкновенно вкус и обоняние. Животному оба эти чувства оказывают, действительно, очень важные услуги, давая ему возможность разобраться между съедомым и не съедомым, чуять добычу и врага; но в жизни человека показания этих чувств стоят по своему значению неизмеримо ниже того, что дается зрением, осязанием и слухом. Тем не менее, и в них начинает уже сказываться та особенность, которой отличаются чувствования этой 3-й категории от всех предшествующих форм.

Если в глаз попадает соринка, то для вызываемого ею чувственного эффекта безразлично, будет ли она деревянная, каменная или железная, будет ли она иметь правильную или неправильную форму, тот или другой цвет и пр., — присутствие ее причиняет глазу или только помеху, или боль, мало отличаясь в последнем случае даже от действия капли раздражающей жидкости. Другое дело, если рассматривать ту же соринку зрительно: глаз различает в ней цвет и форму, и настолько определенно, что показания его могут быть выражены словом (т. е. соответственными данному цвету и форме терминами). Вот этой-то *способностью давать изменчивые по форме чувственные показания, в связи с изменчивостью форм раздражения*, и отличаются высшие органы чувств от всех прочих чувствующих снарядов; и причина этого лежит в их более

сложной и высокой организации. Чем проще устроен воспринимающий раздражение снаряд, тем ощущение однообразнее по содержанию, и наоборот. Различные степени совершенства различных органов чувств в этом отношении легко узнавать из обилия прилагательных, которыми человек выражает на словах разные стороны даваемых ими ощущений. Обоняние и вкус дают, например, только три главные категории качеств: приятные, неприятные и едкие запахи и вкусы; но последняя категория представляет уже вмешательство болевых ощущений. Далее, вкус различает сладкое, горькое, соленое (прилагательное заимствовано от предмета) и кислое; а затем для ощущений уже нет специальных терминов, — качество определяется принадлежностью к предмету: вкус рябчика, сыра, вина и т. п. То же самое повторяется и на обонянии: чувствования и здесь крайне разнообразны, но терминов для них нет. Оттого и говорят: запах мяты, ландыша, сигары, аммиака и пр. Зрение же дает нам пять категорий: очертание или контуры, цвет, величину, телесную форму и положение предмета относительно нашего тела. Некоторым из них соответствует в то же время множество видовых форм со специальными названиями: круг, овал, треугольник и пр. для 1-й категории; красный, оранжевый, желтый и т. д. — для 2-й; круглый, цилиндрический, трехгранный и т. д. — для 4-й. Сумма кожных ощущений еще разнообразнее по содержанию, так как сюда, кроме четырех зрительных категорий (за исключением цветной), входят тепловые ощущения, чувство гладкости и шероховатости, твердости, упругости и мягкости осязаемых предметов. Разнообразие звуковых форм, доступных человеческому уху, едва ли не наибольшее. Стоит только принять во внимание, что для части их, правда значительной, специальное словесное наименование (вроде, например, определений цвета) невозможно, а возможно только условное выражение письменными знаками. Это звуки, артикулированные в речь — сложные звуки, из которых каждый представляет определенный звуковой образ. Легко понять, что содержимое всех лексико-

нов всех наречий не представляет собою и сотой доли всего богатства слуховых форм, потому что в лексиконах нет ни грамматических флексий, ни интонаций живой речи, ни того громадного разнообразия шумов и неартикулированных звуков, которыми наполнена природа. Для животных звуки человеческой речи недоступны по смыслу, но им знакомы многие голоса в природе и они знают частью по опыту, частью инстинктивно их цену.

Другую отличительную особенность высших органов чувств составляет то, что даваемые ими ощущения не имеют такого субъективного характера, как, например, боль или голод, а относятся сознанием наружу к произведшим их причинам, объективируются. У животных, судя по двигательным реакциям, вытекающим из показаний их органов, свойства эти стоят в прямой связи со способностью чувствующих снарядов возбуждаться внешними влияниями издалека. Так, у собак обонятельные ощущения едва ли имеют менее объективный характер, чем зрительные и слуховые. К человеку же это правило неприложимо, потому что не идущие издалека осязательные ощущения имеют у него объективный характер, а обонятельные — скорее субъективный и относятся наружу лишь путем опыта, при посредстве других чувств.

Как бы то ни было, но разобранными двумя свойствами, расчлененностью впечатлений и отнесением их наружу к производящим причинам, определяется жизненный смысл высших органов чувств.

Это суть орудия общения животного с внешним предметным миром, или орудия, при посредстве которых животное получает чувственные сигналы или знаки от внешних предметов, настолько разнообразные по содержанию, насколько высоко развит воспринимающий их орган. В прежних категориях сигнал шел, так сказать, из собственного тела, а теперь — из окружающего животное пространства. В большинстве прежних случаев регулятор имел значение только защитительного снаряда против влияний, непосредственно подействовавших

на тело. Теперь же смысл его расширился: приходя издалека, сигналы предуведомляют животное и, будучи разнообразными по содержанию, способны вызывать не машинально-однообразную двигательную реакцию, как прежде (вроде, например, сужения отверстия, захлопывания клапана и т. п.), а серии подобных реакций. Отсюда же само собою следует, что последние появляются ответом лишь на такие сложные чувственные знаки, которые мы приурочиваем к внешним предметам. Солнечный луч, падая на глаз, способен вызвать сокращение зрачка, мигание, поворачивание головы и пр.; но это не будут реакции «зрительного снаряда». Вид волка для овцы или вид овцы для волка — вот те сигналы или те чувственные образы, о которых здесь говорится и которые вызывают у обоих животных двигательные реакции противоположного смысла.

Нужно ли прибавлять к этому, что разбираемые чувствования служат телу не иначе, как в сознательной форме?

Сказанным доселе службы высших органов чувств, особенно зрения, еще не исчерпываются. Благодаря способности глаза (вместе с двигательными снарядами глазного яблока) быстро схватывать формы и относительное положение внешних предметов, животное не только получает возможность не быть прикрепленным к месту, но и способность к быстрым передвижениям. Ему же оно обязано уменьем различать с расстояния покоющиеся предметы от движущихся. Поэтому зрение считается *главным орудием ориентации животного в пространстве и времени*.

Судя по этим данным, между влияниями органов чувств на движения и деятельностью всех описанных раньше регуляторов лежит целая пропасть. Общего в них с виду лишь то, что и здесь движение согласовано с чувствованием в деятельность, приносящую пользу телу; но какая огромная разница в форме между ними! Чувствования, даваемые сознанию органами чувств, служат источниками движений не прямо, а через психику, — насколько с сигналом связан для сознания животного определенный смысл. Огородное чучело внушает, напри-

мер, воробью ужас со всеми его двигательными последствиями только в течение некоторого времени, а затем личные наблюдения и опыт воробья научают его не бояться того же самого образа. Когда животное в погоне за добычей приноровляет свой бег к бегству преследуемого и к условиям местности, то движения его, руководимые зрением, имеют характер обдуманности, как будто преследующее животное рассуждает, когда ему следует повернуть в сторону, когда перескочить, замедлить бег и пр. Словом, во влиянии органов чувств на движение сказывается уже сходство с теми более высокими проявлениями нервной деятельности, которые физиологи обозначают общим термином «психомоторная деятельность». Этими особенностями наша последняя категория регуляций действительно резко отличается от всех предшествующих: но пропасти между ними все-таки нет. — Ведь и позыв на опорожнение пузыря, как сигнал для произвольнодвигательной реакции, должен иметь для сознания животного именно этот, а не другой смысл. С другой стороны, мы знаем на многих животных (козы, телята, жеребята и пр.), что они через несколько часов по рождении уже умеют руководствоваться в передвижениях зрением. Наконец, на некоторых животных доказано прямыми опытами, что они и по отнятии полушарий, т. е. лишенные, как говорится, сознания, сохраняют еще способность оценивать по смыслу наиболее простые пространственные отношения, способны, например, при передвижении не натыкаться на окружающие их предметы. Значит, психомоторный характер может быть присущ зрительно-двигательным актам при таких условиях, когда о существовании у животного чего-либо подобного рассуждению, выведенному из жизненного опыта, и речи быть не может.

Итак, на регуляции движений зрением повторяется действительно нечто подобное тому, что мы видели на таких простых явлениях, как акт опоражнивания мочевого пузыря: в том и другом случае действие регулятора может происходить вне сферы сознания и воли, — и тогда весь акт имеет характер

машинообразный, — или же оно совершается с вмешательством того и другого и приобретает при этом условии характер психомоторный.

7. Нет сомнения, что господство «начала согласования движений с чувствованием» заходит за пределы только что описанных явлений (управления движений деятельностями высших органов чувств). — Отсюда оно наверно распространяется в область специальных инстинктов (преимущественно у животных) и так называемых заученных движений (преимущественно у человека). — Доказать это суммарным образом не трудно. — В основании инстинктов всегда лежат специфические формы чувствования, с характером неудержимой потребности, вроде голода, а другую половину всегда составляют сложные ряды движений, направленных к удовлетворению потребности. Заученные движения, в свою очередь, развиваются не иначе как под влиянием жизненных потребностей и, раз развившись, отличаются от инстинктивных лишь большею подвижностью связи между движением и чувствованием. — При этом фактором, разъединяющим их друг от друга, является и здесь, как в деятельностях вышеописанных регуляторов разных категорий, воля с ее способностью воспроизводить движение намеренно, без содействия соответственного чувственного стимула, и угнетать его наперекор действию последнего.

Господство нашего начала идет, вероятно, и дальше — в ту область явлений, где чувствование превращается в *повод и цель*, а движение — в *действие*: но эта область уже лежит за пределами физиологического исследования. Впрочем, последнее, строго говоря, останавливается на управлении движений деятельностями высших органов чувств, потому что физиологический опыт не прикладывался еще к области специальных инстинктов и едва-едва коснулся заученных движений. Понятно, что в специальной части нашего труда, при описании нервных явлений в частности, мы будем держаться обозначенных здесь пределов.

8. Покончив, таким образом, с категориями явлений, в которые замешано чувствование на различных ступенях развития, естественно задать себе вопрос: все ли вообще нервные снаряды построены на принципе согласования движения с чувствованием, и если нет, то подходят ли такие снаряды, по своему значению, под тип регуляторов работ. На первый вопрос отвечают обыкновенно отрицательно, ставя в особую категорию «автоматической деятельности» такие нервные процессы, для которых источники возбуждения не найдены или выходят заведомо не из чувствующих поверхностей; а на второй [вопрос] следует, я думаю, отвечать утвердительно.

Для того, чтобы нервный снаряд действовал как регулятор работ, существенно необходимо, чтобы он был чувствителен к тем переменам в состоянии или ходе машины, устранять которые снаряд предназначен; вопрос же, на какой лад осуществлена такая задача, есть уже вопрос деталей. Известно, например, что некоторые отделы нервных центров способны возбуждаться протекающей по ним кровью, и в то же время доказано прямыми опытами, что из этих самых отделов выходят влияния, управляющие дыхательными движениями, т. е. влияния на работу, при посредстве которой поддерживается на известном уровне дыхательный (газовый) обмен крови и тела. Явно, что весь нервный снаряд дыхания со всеми его приспособлениями, предназначенными управлять газовым обменом, имеет значение регулятора; а между тем к самодеятельности он определяется импульсами, развивающимися не на чувствительных поверхностях, а в самых центрах под влиянием крови. Возбуждаются ли при этом те центральные образования, из которых непосредственно выходят двигательные импульсы, или в состав дыхательных центров входят эквиваленты чувствующих центров и действие крови падает на последние, неизвестно. Если иметь в виду, что, по опытным данным, дыхательные движения можно считать родящимися из едва заметного непрерывного чувства задыхания (вроде того, как происходит мигание из незаметных чув-

ственных влияний на поверхность глазного яблока), то можно было бы думать об эквивалентах чувствующих центров.

Другой пример из категории автоматически действующих снарядов представляет кровяное сердце, вне его связи со спинномозговой осью. Сомневаться в том, что нервные снаряды (заложенные в стенках сердца) и здесь имеют значение регуляторов, нельзя: через них или из них выходят не только импульсы к движениям, но и согласование сокращений предсердий и желудочков в правильно-переменную деятельность. Как и где именно развиваются импульсы к движениям, мы не знаем; но известно, что в деятельности сердца играет существенную роль крайняя чувствительность его ко всякого рода влияниям, механическим, термическим и химическим. Последнее же обстоятельство невольно наводит на мысль, что в основе сердечных движений должны лежать или прямые возбуждения двигательных центров, или косвенные из эквивалентов чувствующих поверхностей.

Из этих примеров читатель уже может видеть, какими внешними признаками отличается категория автоматических деятельностей от прежде описанного рефлекторного типа. Явления последнего рода развиваются лишь по временам, при известных условиях и очень часто в неправильные промежутки времени или даже случайно, тогда как снаряды первого рода работают неустанно, — действительно, как автоматы, расходующие мало-помалу сообщенный им запас энергии. Но ведь работы сердца, дыхательных мышц, сфинктеров мочевого пузыря или прямой кишки и т. д. длятся у человека иногда более сотни лет; значит о форме деятельности, в виде постепенного расходования больших запасов энергии, здесь и речи быть не может; дело может идти только о постоянном пополнении маленьких затрат ее, да о способе развития импульсов к движению — родятся ли они именно из периодической деятельности органа, или источником их служит непрерывное тоническое возбуждение. Другими словами, и в категории «автоматической деятельности» центры действуют не иначе, как под действиями извне и со-

гласуют с такими импульсами деятельность рабочего снаряда.

Установив таким образом общий смысл конкретных нервных актов и ту общую роль, которую играют в них центральные процессы, мы получили вместе с тем рамки для классификации последних в двух направлениях: или по формам чувствования, начиная с бессознательных проявлений, или по формам согласования чувствований с движениями. Но распорядок явлений в первом направлении имеет пока лишь теоретическое значение — рамка эта не соответствует наличному материалу экспериментальной физиологии по вопросам о центральной деятельности. — Изучая центральные процессы на животных и сверяя свои выводы с патологическими наблюдениями на человеке, физиология судит о чувствовании большей частью косвенно, по аналогии; прямым же содержанием ее опытов служат обыкновенно наблюдения, как изменяется ход нервной машины, когда ее заставляют работать при заведомо ненормальных условиях, — тем ли, что разбирают ее мало-помалу на части, или тем, что заменяют естественных возбудителей искусственными, прикладывая их к той или другой части машины. Для приведения в порядок такого материала наша вторая рамка очевидно пригодна; да она в сущности и прикладывалась с этой целью к описанию явлений (в виде, например, обособления рефлексов от произвольных движений и автоматической деятельности), но прикладывалась отрывочно. В последовательном виде приложение нашего начала дает вообще три типа явлений: рефлекс, автоматию и сознательно-произвольную деятельность. В применении же к той наиболее изученной группе явлений, которая составляет главное содержание физиологии спинного и головного мозга, оно дает возможность распределить все явления в три главных отдела: учение о рефлексах, учение о локомоции и учение о сенсомоторных актах. При таком распределении отделы учения соответствуют в одно и то же время и трем главным типам явлений (автоматию пред-

ставляет бессознательная локомоция) и, до известной степени, трем главным отделам спинномозговой оси: спинному мозгу, продолговатому мозгу с мозжечком и мозговыми узлами и большим полушариям.

СОСТАВНЫЕ ЧАСТИ РЕГУЛЯТОРОВ И ИХ СВОЙСТВА

Составные части аппаратов, дающих явления с типом рефлексов

9. Если нервный аппарат дает явления, протекающие по типу рефлексов, то в состав его непременно входят следующие части: воспринимающая раздражение поверхность; нерв, связывающий ее с нервным центром; нервный центр и, наконец, нерв, идущий отсюда к рабочему органу. Воспринимающую поверхность часто называют чувствующей и переносят то же имя на ее нерв; но это обозначение непригодно, потому что раздражение таких поверхностей не всегда сопровождается сознательными ощущениями. Уместнее всего было бы назвать поверхность *сигнальной*, нерв ее — *сигнальным проводником*, а за нервом, идущим к рабочему органу, оставить прежнее имя *двигательного* проводника или *привода.*

Как же устроены эти части? Настоящих ответов на этот вопрос не дает нам ни морфология, ни химия, ни физика нервных элементов (т. е. нервных волокон и нервных клеток), так что физиологу приходится решать задачу более чем наполовину гадательно. Понятно, что при таком условии представление об устройстве и деятельности частей возможно лишь в самых общих чертах и притом только в гипотетической форме.

Основные свойства нервных проводников

10. Начнем с проводников, которые считаются в обеих половинах регулятора, сигнальной и двигательной, устроенными на один и тот же лад, а именно — с двигательного привода.

Физиологическое отношение его к мышце * всего яснее высказывается в опытах механического раздражения нерва,

* Только к мышце, потому что отношение к железам остается до сих пор невыясненным.

если придать им, по примеру Тигерштедта, такую форму, чтобы можно было, с одной стороны, высчитать работу возбуждающего удара, а с другой — работу мышцы, приведенной ударом по нерву в сокращение. То и другое достигается тем, что заставляют небольшой груз известного веса падать на нервы с такой, опять-таки известной, высоты, чтобы получалось минимальное, но явственное сокращение нагруженной мышцы, и высоту этого сокращения записывают. Работа раздражающего удара, очевидно, равна работе поднятия груза, ударившего по нерву, на высоту, с которой груз упал, а работа мышц дается величиной нагрузки и высотой сокращения. При таких опытах Тигерштедт нашел, что минимальная работа мышц может превысить работу удара чуть не в 300 раз, несмотря на то, что последняя не вся идет на возбуждение нерва, приводя в сотрясение и его подставку.

Не ясно ли, что *в деле возбуждения через нерв, — а это путь нормальный! — мышца представляет род крайне неустойчивой системы с большим запасом энергии; а нерв — проводника, через который сообщаются системе слабые в сущности толчки, выводящие ее из равновесия или освобождающие энергию.*

В опыте Тигерштедта нерв раздражается, правда, искусственно; но ниже мы увидим, что вытекающий из опыта вывод приложим и к случаям естественного возбуждения нервно-мышечных аппаратов; а теперь пойдем далее.

Известно, что возбуждение мышцы слагается из двух периодов: более короткого — подготовительного, во время которого мышца остается с виду в покое (так называемого периода скрытого возбуждения), и последующего за ним сокращения мышечных волокон. На первый период падает развитие в мышце электричества (так называемых токов действия) и тепла, а также перемена в химическом состоянии ткани. Совпадение первого из этих явлений с периодами скрытого возбуждения доказано несомненно; а для остальных двух оно принимается на том основании, что тепло и химические перемены появляются (даже в усиленных размерах) и при условии, когда со-

кращение возбуждаемой через нерв мышцы воспрепятствовано. Факты эти важны в том отношении, что они дают возможность связать все три проявления возбуждения друг с другом, относя их к общей причине. Большинство физиологов так и поступает, ставя развитие живых сил в мышце под влиянием толчков из нерва в прямую связь с химическими переворотами в мышечной ткани. В этом смысле вещество живой мышцы уподобляют неустойчивым химическим агрегатам (вроде взрывчатых веществ), способным разлагаться, т. е. переходить в более устойчивые сочетания, с развитием живых сил, от самых ничтожных в механическом смысле толчков *.

Существование в мышце периода скрытого возбуждения важно еще в том отношении, что через это значительно облегчается взаимное сравнение мышцы и нерва в возбужденном состоянии; иначе пришлось бы сравнивать сокращающуюся ткань с такой, частицы которой не представляют видимых перемещений. Сравнение же этих органов представляет огромную теоретическую важность.

Сравнение нерва с мышцей При покое гальванические явления, как известно, там и здесь одинаковы; колебания раздражительности со стороны условий их происхождения (перерезки, полярное действие батарейных токов, действие тепла и холода) тоже сходны; в возбудимости нерва и мышцы такими раздражителями, как батарейные и индукционные токи (а это наиболее действительные из раздражителей!), разницы только количественные; и, наконец, в гальванических явлениях, которыми выражается возбужденное состояние органов (токи действия и распространение их по длине нервных и мышечных волокон), сходство опять полное. Разницы во всех перечисленных отношениях, если и есть, то только количественные, и все они говорят в пользу значительно бóльшей возбудимости или подвижности нерва, именно: разницы в возбуди-

* С тем, однако, отличием, что в мышце разложение идет до известных пределов рука об руку с силой раздражающих толчков, тогда как взрывчатое вещество разлагается от толчка все разом (Германн).

мости отдельными индукционными ударами и очень частыми рядами их; разницы в быстроте проведения возбуждений по длине и в продолжительности гальванических эффектов от одиночных ударов. При таком сходстве нерва с мышцей естественно было бы думать, что и в первом при его возбуждении источником живых сил служит разложение вещества, притом еще более нестойкого, чем мышечное. Однако на пути к такому выводу стоит целый ряд противоречащих с виду фактов, а на них нам необходимо остановиться.

Вопрос о неутомляемости нервов

В противность мышце, в возбужденном нерве не удалось до сих пор доказать с достоверностью ни развития тепла, ни признаков разложения вещества. Кроме того, на мышце давным давно доказана утомляемость, т. е. ослабление рабочей способности по мере продолжения возбуждения, тогда как нерв, по недавним опытам Введенского, подтвержденным другими исследователями, обладает неутомляемостью в очень значительной степени. Как же помирить такие противоречия? — Со стороны условий перехода того и другого органа в деятельность, равно как со стороны гальванических эффектов возбуждения, сходство между мышцей и нервом чуть не полное; а в отношении самого главного пункта — признаков разложения вещества — сходства как раз не оказывается. Из исследователей неутомляемости нерва один Бодвич высказывает прямо мысль, что поелику нерв не утомляется при раздражении (перерывистыми индукционными токами) в течение часов, значит возбуждение его не связано с разложением вещества. Однако дело стоит не так просто, как думает этот исследователь. На мышце, рядом с утомляемостью, давным давно доказана способность отдыхать, т. е. получать утраченную раздражительность и рабочую способность при отдыхе вновь. На лягушках такая восстановляемость (до известной степени) доказана даже для мышц, вырезанных из тела, т. е. лишенных притока крови. Притом, по опытам Криса и Введенского, восстановительные процессы в мышце должны идти и во время самого возбуждения, потому что работа

утомленной непрерывным раздражением мышцы тотчас же повышается, если раздражение ослабить, не прекращая оного. Стало быть, в возбужденной мышце идут два процесса рядом: разложение веществ с развитием живых сил и обратный процесс восстановления их из продуктов распада. Первому соответствует то, что мы называем возбуждением, а второму — отдыхание. Почему же не принять такой двойственности и в нерве? — Стоило бы только наделить его вещество значительно большей подвижностью в обоих направлениях, и все вышеприведенные отличия могли бы быть объяснены совершенно удовлетворительно тем, что в нерве распад вещества, связанный с развитием тепла, покрывается чрезвычайно быстро обратным (и в тепловом отношении) процессом восстановления. В первую минуту такое предположение может казаться странным; но не следует забывать, что во время раздражения перерывистыми токами нерв в каждый промежуток между двумя ударами не только возбуждается, но и отдыхает. Так, если принять в нерве продолжительность гальванического эффекта после каждого индукционного удара круглым числом в 0,001сек. (несколько более, чем принимает Бернштейн), то при тетанизации нерва 40 ударами в 1 сек. в каждый промежуток между двумя ударами время отдыха превышало бы время возбуждения в 25 раз. Но и при значительном сокращении фазы отдыха сравнительно с фазой возбуждения (например, по Герингу) на восстановление, как увидим ниже, времени все-таки довольно.

Есть ли, однако, основания допустить в нерве существование таких компенсирующих друг друга процессов? Оснований этих в сущности много, из них я, однако, приведу только два самых крупных. Для сетчатки установлено несомненно *, что физиологическое возбуждение ее стоит в прямой связи с фото-химическими процессами в нервном веществе; а между тем, кто же не знает, что одно и то же место сетчатки (именно желтое пятно)

* Химическое действие электрического света на кожу служит одним из новейших аргументов.

способно последовательно, в малые доли секунды, воспринимать без ощутимой помехи ясности видения образы различных предметов. Значит, химический след в течение этих коротких промежутков способен более или менее изглаживаться; иначе образ всякого последующего предмета должен был бы сливаться с образом предшествующего. Распад и восстановление вещества на периферическом конце зрительного нерва, следовательно, несомненны. Что же касается до самых нервных стволов, то здесь о распаде и восстановлении можно судить лишь косвенно, по явлениям, так называемой внутренней поляризации и деполяризации нервов (и мышц). Опыты Германна установили в этом отношении следующие важные пункты. Поляризацию дают не только батарейные токи, но и индукционные удары. *Нерв поляризуется сильнее мышцы и деполяризуется несравненно быстрее ее.* От индукционных ударов поляризация получается очень летучая; поэтому, когда на нерв действуют частые удары переменного направления, то, по словам Германна, поляризация возникает и исчезает после каждого удара с *невероятной быстротой*. Но поляризация соответствует распаду вещества, а деполяризация — его восстановлению; следовательно, оба процесса доказаны в нерве даже для случая его тетанизации частыми ударами *.

Да и можно ли останавливаться вообще на мысли, чтобы нерв, при его громадной чувствительности к различным внешним влияниям, представлял в возбужденном состоянии такую упорную неизменяемость, как думает Бодвич. Ведь для всего вообще животного тела, насколько оно выстроено из легко изменяющихся веществ, признано, что факт сохранения анатомической и физиологической целости достигается тем, что вещественный распад покрывается восстановлением потерь; и вдруг одни только нервные стволы, несмотря на значительную измен-

* Электрическое возбуждение нерва ставят, как известно, в связь с поляризацией его, говоря, что нерв возбуждается нарастанием катэлектротона или ослаблением анэлектротона.

чивость их вещества (например, на поперечных разрезах нерва), составляли бы исключение из общего правила.

В пользу защищаемой мною мысли можно привести, наконец, воззрения современной химии на явления в сфере неустойчивых химических комплексов частиц и атомов. Здесь, при слабости связей между колеблющимися непрерывно миллиардами частиц и атомов, колебания и столкновения их ведут, даже при кажущемся покое тела, к частным распадениям групп с развитием живых сил, и к обратным, тоже местным, восстановлениям разрушенного. Когда же системе сообщаются слабые толчки, усиливающие колебания частиц и атомов, то изменяются только сравнительные шансы для происхождения эффектов в сторону распада.

Итак, *вещество живых нервов можно представлять себе тоже в виде неустойчивых химических сочетаний, способных под влиянием слабых толчков распадаться с развитием живых сил и снова быстро восстановляться.*

С этим основным свойством уже легко поставить в связь особую чувствительность нерва к раздражениям в виде толчков и способность его возбуждаться во всех точках, равно как сравнительно медленное передвижение возбуждений по длине, без ослабления их в силе. Все это взятое вместе привело, как известно, физиологов к мысли, что акту возбуждения нерва соответствует, как в подожженной дорожке из пороха, послойное освобождение энергии.

Таковы господствующие в настоящее время воззрения на устройство нервов, т. е. проводников.

Теперь посмотрим, как устроены сигнальные поверхности, воспринимающие раздражение.

Свойства сигнальных поверхностей

11. Общее значение этих частей наших регуляторов можно определить следующим образом:

там, где на поверхность действует раздражитель, способный возбуждать нерв, она представляет лишь часть снаряда, более чувствительную, чем проводник; там же, где поверхность

воспринимает влияния, неспособные действовать на нерв, в состав ее входят особые придатки, переводящие воспринятое движение из одной формы в другую, из формы, неспособной возбуждать нерв, в такую, которая на нерв действует.

В случаях первого рода в состав поверхности как механизма входит только воспринимающий орган, а во втором, кроме того, — трансформатор движения. Примером первого рода может служить поверхность кожи, насколько она реагирует на давление, а примером второго — сетчатка, возбуждаемая светом, который на нерв не действует.

Чтобы установить факт громадной возбудимости нервов с сигнальных поверхностей, разберем дело на примерах. С двигательного нерва, при прямом раздражении его механическим ударом, можно получить явственное сокращение мышц от падения тяжести, например, в 0,5 г с высоты 4—3 мм. Сила такого удара очень незначительна; но она огромна в сравнении с тем намеренно легким прикосновением к коже (например, волоском), которого бывает достаточно, чтобы вызвать осязательное чувство или даже отраженное движение (когда прикосновение падает на особенно щекотливые места).

Ночью, в тишине, довольно самого легкого прикосновения к некоторым частям ушной раковины, чтобы получить ощущение звука. Значит, слуховой нерв едва ли менее возбудим, чем осязательный.

Феноменальная чувствительность обонятельной поверхности к запахам известна, конечно, всякому. Недаром физики приводят издавна относящиеся сюда факты, как свидетельства чрезмерной делимости материи. Попытка Валентина выразить числом наименьшие количества пахучих веществ, способных давать еще ясное ощущение, привела его к следующим результатам. Примесь $\frac{1}{2\,000\,000}$ мг розового масла на 1 см^3 воздуха (а главная масса розового масла, как известно, не пахуча!) давала уже явственно надушенный воздух. Такое же количество спиртного экстракта мускуса (здесь опять не вся масса пахуча!)

давало то же самое. Открытый баллон в 55 л вместимости оставался пахучим в течение 3 месяцев от 5 мг гвоздичного масла.

Возбудимость вкусовых нервов с поверхности языка не так поразительна, как предыдущая, но и она, будучи переведена на меру, достигает для некоторых веществ изумительных пределов. Если примешать к литру воды 0,1 г крепкой серной кислоты, то капля смеси дает на языке ясное ощущение кислого вкуса. Здесь количество действующего вещества значительно меньше 0,01 мг, потому что ощущение вызывается лишь той ничтожной частью подкисленной воды, которая всасывается в наконечники нервов.

На обезглавленной лягушке прямое раздражение кожных нервов смесью 1 ч. крепкой серной кислоты с 3 ч. воды не дает отраженных движений; а через кожу рефлексы вызываются смесью из 1 об. кислоты на 1000 об. воды.

Что касается, наконец, до чувствительности глаза к свету, то здесь, как в вопросе о чувствительности фотографических пластинок, дело решается не одним только фотометрически определяемым количеством света, проникающего в глаз, но еще и продолжительностью его действия. В этом смысле опыты освещения в темноте маленькой электрической искрой небольших предметов (например, букв азбуки) и узнавание их дают ясное понятие о громадной чувствительности глаза, так как продолжительность освещения длится здесь ничтожнейшие доли секунды, и из света искры в глаз попадает лишь самая незначительная часть *.

Итак, если перевести раздражение на меру, то возбудимость всех перечисленных нервных снарядов с сигнальных поверхностей оказывается, действительно, громадной в сравнении с возбудимостью их с нервов. Но есть ли основание приписы-

* Очень важно было бы знать, можно ли считать такое отношение между сигнальным нервом и его периферическим концом всеобщим фактом. — Из полостных органов нечто подобное мы встречаем только на поверхностях сердечных полостей, на слизистой оболочке в гортани и шейке мочевого пузыря.

вать этот перевес особенной возбудимости исключительно воспринимающих поверхностей, без всякого участия в деле нервных центров? Имеются ли, другими словами, в устройстве поверхностей какие-нибудь приспособления, которыми объяснялась бы их тонкая восприимчивость? Ответа на этот вопрос, к сожалению, еще не дает морфология чувствующих поверхностей; равным образом мы почти ничего не знаем о свойствах веществ, из которых выстроены периферические наконечники нервов в отношении к их естественным возбудителям. Немногое, что могло бы быть истолковано в смысле приспособлений, усиливающих восприимчивость чувствующих поверхностей, касается исключительно волосистых придатков на концах нервов тех снарядов, которые заведомо приводятся в действие механическими потрясениями (например, иглообразные придатки на осязательных клетках в хоботе у мух или волоски на концах слухового нерва). Волосок, легко приходя в колебание от толчков, очевидно, способен в то же время действовать как рычаг в деле перемещения частиц чувствующей поверхности, — наподобие того, как действуют волоса на коже, когда к ним прикасаются. Не подлежит, однако, сомнению, что иногда даже чрезвычайно острая чувствительность поверхности к механическим влияниям достигается без посредства волосистых придатков — пример: передняя поверхность глазного яблока. С другой стороны, известно, что такие придатки встречаются и в местах — например, на концах обонятельного нерва, — где раздражение по смыслу дела должно быть химическим *. Единственное место, где роль волосков как усили-

* Существует, впрочем, наблюдение, которое до известной степени способно объяснить эту странность. На мерцательном эпителии по опытам Энгельманна, колебания ресничек вызываются особенно легко химическим раздражением. Если, следовательно, волоски обонятельного нерва имеют приходить, при его возбуждении, тоже в колебания, то стоит приписать концевым обонятельным клеткам такое же отношение к раздражителям, как клеткам мерцательного эпителия, и странность исчезает.

вателей возбудимости, повидимому, несомненна, — это отолитные мешки в слуховых органах животных, всегда наполненные жидкостью, насколько именно Ганзену удавалось подметить прямо колебание волосков под влиянием звуков и насколько присутствие отолитов, как тяжелых масс, ограничивающих продолжительность колебаний, целесообразно именно в слуховом аппарате. Итак, с морфологической стороны вопрос, очевидно, еще очень темен.

Другой возможный путь решения того же вопроса, именно сравнение движений в чувствующем нерве, когда они вызываются слабыми естественными раздражениями с поверхности и искусственными раздражениями самого нервного ствола, остается до сих пор тоже открытым.

Как бы то ни было, но способность сигнальных частей наших регуляторов приходить в деятельность под влиянием ничтожнейших в механическом смысле толчков, делает в высшей степени вероятным предположение, что при всех вообще естественных возбуждениях с сигнальных поверхностей движения в сфере сигнальных проводников остаются в сущности всетаки очень слабыми. Если же к этому прибавить то, что было сказано выше об отношении двигательного нерва к мышце, именно о возможности получать сравнительно большие двигательные эффекты путем слабого раздражения двигательных приводов — то из совокупности обоих фактов получается следующий важный для нервной физиологии вывод:

при естественном возбуждении нервно-мышечных снарядов, молекулярные процессы в сфере всех вообще частей регулятора представляют движения очень слабые в механическом смысле. Другими словами, *нервные явления в огромном большинстве случаев производятся действием очень ничтожных в механическом смысле сил.*

Отсюда, — особенно если принять во внимание, что во время деятельности рядом с разложением нервного вещества идет его восстановление, — вытекает уже само собою, что *нервные процессы не могут оставлять за собою ясных следов разложения вещества.*

Вот в чем должна заключаться причина, почему в нервной ткани, несмотря на то, что она принадлежит к самым деятельным в теле, не удается открыть признаков химических переворотов, сопровождающих ее деятельное состояние.

Общие свойства нервных центров

12. Нормальную деятельность нервных центров нельзя наблюдать вне связи их с сигнальными поверхностями, проводниками и рабочими органами; поэтому роль, которую они играют в нервных актах, может быть определена в каждом данном случае только косвенно: путем исключения из конкретного явления всего, что может быть отнесено на долю проводников и периферических снарядов, принимая притом наперед, что функция сигнальных и двигательных нервов одинакова и заключается единственно в проведении возбуждений, а функция сигнальных поверхностей — только в восприятии и передаче их своему проводнику. Понятно, что такому анализу явлений должен в сущности соответствовать в каждом частном случае целый ряд сравнительных опытов приведения в действие регулятора, в целом и по частям, естественными и искусственными раздражениями. Легко понять далее, что сравнение может касаться лишь таких свойств, которые заранее установлены для сигнальных поверхностей, проводников и рабочих органов. Смотря на дело таким образом, следовало бы в каждом частном случае сравнивать центры с поверхностями, проводниками и рабочими органами (именно мышцами) со стороны: 1) возбудимости и условий перехода из покоя в деятельность; 2) способности проводить возбуждения и 3) признаков, которыми выражается возбужденное состояние. К сожалению, задачи эти выполнимы лишь в крайне ограниченном числе случаев, да и здесь далеко не вполне. Поэтому сведения наши в этом направлении отличаются чрезвычайной бедностью.

Возбудимость нервных центров

Выше, когда шла речь о значении сигнальных поверхностей, были приведены факты необычайной чувствительности всех высших органов чувств к самым слабым нормальным раздражениям, и тогда же

поставлен был вопрос, зависит ли это исключительно от устройства чувствующих поверхностей, или также от свойств нервных центров. При этом были приведены факты в пользу некоторого участия поверхностей, а теперь я приведу доводы, заставляющие думать, что и центры играют в этом большую роль.

Так как дело касается происхождения сознаваемых человеком ощущений света, звука, запахов и пр., следовательно, центральные части чувствующих снарядов соответствуют различным отделам коркового слоя полушарий. Относительно же вещества этого слоя установлено несомненно, что оно принадлежит к самым изменчивым в теле, т. е. представляет в химическом смысле самые неустойчивые сочетания частиц и атомов. — Все говорит в пользу этого: и факты быстрого обмирания центров при ослабленном притоке крови, и чрезвычайная подвижность всех вообще сознаваемых актов, и, наконец, порядок умирания нервных центров. Химическую подвижность серого вещества полушарий некоторые (Пфлюгер) доводят даже до саморазлагаемости, объясняя этим возможность самопроизвольного зарождения здесь чувствований и движений. В этом есть, быть может, некоторое преувеличение; но факт чрезвычайной изменчивости вещества коркового слоя признается всеми. Стоит, следовательно, поставить в связь восприимчивость центров к толчкам с изменчивостью вещества их, или, что то же, *связать акт центрального возбуждения с химическим изменением вещества центра*, и тонкая возбудимость наших снарядов становится сразу понятной.

Параллельно центрам зрения, слуха, обоняния и пр., в двигательной сфере на верхней ступени возбудимости, но опять-таки по отношению к естественным возбудителям, — стоят те отделы коркового слоя полушария, из которых родятся импульсы к так называемым произвольным движениям.

Известно далее, что не все места кожи одинаково чувствительны к раздражениям и не во всех частях тела подвижность мышц одинакова. В этом отношении области, нервы которых

родятся из продолговатого мозга, повидимому, стоят выше тех, которые получают нервы из спинного: и это относится в одинаковой мере как к чувствованию, так и к движению. Я разумею именно классическую чувствительность trigemini и мимическую подвижность лица в сравнении с чувствительностью и подвижностью туловища. Стало быть:

со стороны чувствительности к естественным возбуждениям между нервными центрами существуют градации, и притом, повидимому, параллельные для центров чувствования и движения.

Очень много любопытного представляют отношения нервных центров к крови. Для одних из них, как, например, для центров полушарий и спинного мозга, приток неизмененной крови считают (как в мышцах) условием, которым поддерживается возбудимость центров на известной высоте*; в продолговатом же мозгу, и именно в отношении дыхательных центров, кровь считается прямо раздражителем. Разница между центрами полушарий и продолговатого мозга, однако, сглаживается, как только вследствие измененных условий дыхания или притока крови (задушение или неприток ее к мозгу), является чувство задыхания; тогда импульсы к движениям развиваются и из полушарий, и из продолговатого мозга, с той лишь разницей, что движения из полушарий и в этом случае, повидимому, сохраняют обычный характер, делаясь лишь более тревожными; тогда как родящиеся из продолговатого мозга имеют прямо характер конвульсий. Нужно, впрочем, заметить, что механизм происхождения чувства задыхания нам неизвестен; поэтому возможно, что центры полушарий возбуждаются кровью задыхающегося животного не прямо, как здесь подразумевается, а из дыхательных центров, представляющих род чувствующей поверхности в отношении центров полушарий. Как бы то ни было, но верно одно: спинной мозг реагирует на влияние крови тупее, чем головной. Значит,

* Высота эта стоит, повидимому, в связи с величиной притока.

и в отношении крови возбудимость различных нервных центров представляет градации.

То же самое следует сказать и относительно чувствительности центров к наркотическим ядам. Действуя через кровь, яды имеют доступ ко всем отделам центральной нервной системы; а между тем, действие их на головной мозг сказывается вообще сильнее, чем на спинной, выражаясь преимущественно изменениями в сфере психики, дыхательных движений и деятельности сердца. Исключения не составляют и такие случаи, как отравление стрихнином или алкоголем: стрихнинные конвульсии из продолговатого мозга, как известно, сильнее, чем из спинного (у обезглавленных животных), и то же само следует сказать относительно упадка возбудимости обоих отделов центральной оси при отравлениях алкоголем (по крайней мере, на лягушке). По отношению к нашему вопросу в действии наркотических ядов особенно важно то обстоятельство, что они способны производить сильные эффекты в очень ничтожных дозах. Так, нескольких дециграммов стрихнина наверно достаточно, чтобы вызвать даже у очень большого животного сильнейшие судороги во всех мышцах тела; а между тем яд растворен тогда не в одном десятке фунтов крови; следовательно, на количество ее, протекающее в каждый кругооборот по продолговатому мозгу (как главному пункту отравления), придутся миллиграммы яда или даже может быть доли миллиграмма.

Такое отношение нервных центров к крови и ядам невольно наводит на мысль, что в основании многих нервных припадков, сопровождающих острые болезни (например, бред и конвульсии), лежит род отравления нервных центров измененной кровью.

Колебания возбудимости нервных центров

При такой громадной восприимчивости нервных центров к различным влияниям легко предвидеть возможность значительных колебаний в степени их возбудимости, притом от действия даже таких причин, которые совершенно ускользают по незначительности от определения. Уж если для того, чтобы привести центр в действие, достаточен едва уло-

вимый толчок, то как ничтожен должен быть тот, который только видоизменяет раздражительность (разумея, конечно, при этом, что толчки отличаются не по природе, а лишь по силе!). И, действительно, сюда относится весь тот легион нервных проявлений, который, начинаясь «возбужденностью» или «нервностью», кончается гиперестезиями и наклонностью к конвульсиям. Факты эти известны даже в обыденной жизни, но ключ к уразумению их дан впервые мною каких-нибудь двадцать лет тому назад.

У лягушки — все равно обезглавлена ли она или нет, — раздражение кожных нервов (всего проще в смешанных нервных стволах задних конечностей) отдельными индукционными ударами, даже очень сильными, не вызывает ни признаков боли, ни отраженных движений; а ряд ударов оказывается действительным даже при слабых токах и (до известной степени) тем действительнее, чем чаще перерывы. Так, при тетанизации 25—40 ударами в 1 сек. можно вызвать отраженные движения токами приблизительно той же силы, которые дают с двигательного нерва слабые мышечные сокращения. Позднее Гитциг наблюдал то же самое при раздражении коркового слоя гемисфер у разных животных; а на лягушке факт суммирования слабых ударов был доказан путем прямого раздражения (т. е. не с нервов) для всех вообще отделов спинномозговой оси.

Такой *способностью суммировать или кумулировать эффекты слабых, не возбуждающих в отдельности, толчков* нервные центры резко отличаются от нервов и мышц*. При этом нервный центр, подобно аккумулятору, заряжается энергией, чувствительность его к толчкам возрастает и дело кончается более или менее сильным разрядом. Если бы раздраже-

* В отношении суммирования недеятельных в отдельности толчков разница между ними, действительно, резкая. Но в мышце при ее тетанизации происходит, как говорят обыкновенно, складывание (superpositio) отдельных сокращений, притом учащение ударов (до известных пределов) ведет к большему укорочению волокон. Эффекты эти, очевидно, можно толковать тоже в смысле суммирования возбуждающих толчков.

ния не были налицо, то эффект имел бы характер саморазряжения нервного снаряда, и тогда казалось бы, что нервный центр действует сам собою автоматически.

Можно ли, однако, приписать такое свойство всем центрам вообще в отношении действия на них естественных возбудителей? Только что приведенные факты касаются ведь случаев искусственного, а не естественного возбуждения первых, притом описанный эффект может быть приписан действию раздражений только на двигательную половину регуляторов.

Несколько ниже вопрос этот будет разобран подробнее, здесь же я ограничусь лишь следующим замечанием. Упомянутое свойство (для случаев возбуждения центров раздражениями, ускользающими по слабости от определений!) доказано опытным путем только для болевых эффектов из кожи при химическом раздражении оной; но оно в высшей степени вероятно для целого ряда так называемых тонических эффектов в двигательной сфере и для всех вообще системных чувств, насколько последние развиваются с незаметной в начале для сознания постепенностью. Существуют, наконец, намеки на подобную же возбудимость зрительных центров светом*.

Не подлежит, кроме того, никакому сомнению, что кумуляция возможна и для импульсов более сильных, способных возбуждать в одиночку, если только превращение накопленной энергии в живую силу воспрепятствовано. Так, после волевой задержки дыхательных движений сама собой развивается (как говорится компенсирующая) усиленная дыхательная деятельность. Кто не знает далее, что у детей, при их подвижности, конец долгого вынужденного покоя (например, конец уроков у школьника) служит сигналом для бурных

* Намек на суммирование едва заметных световых влияний заключается, по моему мнению, в следующем: если ночью фиксировать одним глазом еле заметное, по слабости освещения, маленькое отверстие в оконной ставне, то световое ощущение то появляется, то исчезает, подобно тому, как мигательные или дыхательные движения, несмотря на непрерывность раздражения, то развиваются, то исчезают.

двигательных проявлений. Покуда действует тормоз, нервная система продолжает заряжаться, как всегда, чувственными влияниями извне; но энергия, не находя обычного выхода, остается в скрытом виде до тех пор, пока тормоз не распущен. Кто не знает, наконец, что если подобные тормозы мешают естественному удовлетворению чувства, а возбуждающие влияния продолжаются, то нарастает и самое чувство.

Ниже (§ 16) будут приведены основные опыты касательно этой категории фактов.

Условия нормального возбуждения нервных центров

В несомненной связи с только что сказанным стоят законы нормального возбуждения нервных центров их естественными раздражителями.

В противность мышцам и нервам, слабо (я разумею случай так называемого Пфлюгеровского столбняка) или вовсе не возбуждающимся длящимися раздражениями неизменной силы, глаз, ухо, кожа и все вообще высшие органы чувств дают, как известно, непрерывные ощущения и при сказанной форме раздражения. Однако разница в этом отношении между мышцами, нервами и нервными центрами не абсолютная, потому что и для последних колебания в быстроте и силе раздражения составляют условие, благоприятствующее возбуждению. Так, световое впечатление значительно усиливается при быстрых переходах глаза от темноты к свету или наоборот; и то же самое замечается в сфере тепловых ощущений, когда данное тепловое влияние действует на кожу, предварительно согретую или охлажденную. Наконец, и при раздражениях батарейными токами ощущения усиливаются при каждом резком колебании силы раздражителя в ту или другую сторону.

На отражательных аппаратах, где возбуждение с сигнальной поверхности дает не чувствование, а движение, отношение к естественным возбудителям изучено очень мало, но в общем оно, повидимому, сходно с тем, что замечается на чувствующих центрах. Завися, как и чувствование, от силы раздражения, отраженное движение в некоторых случаях явно совпадает

с последним и по продолжительности. Таково, например, сокращение зрачка под влиянием света, акт охватывания у обезглавленной лягушки-самца, вызванный непрерывным раздражением известных точек кожи, действие желудочного жома, тоническое сокращение рубчатых мышц на обезглавленной лягушке после щипка кожи, покуда в центрах сохраняется остаток причиненного раздражения, Бронджистово явление и пр. Во всех этих случаях раздражение и движение имеют тонический характер, следовательно, центры реагируют на возбуждения неизменной (?) силы. Но существует ли и в этой области нечто подобное явлениям контраста в сфере чувствования, не известно.

Характер возбуждения нервных центров

Если взять для сравнения все нервные снаряды, для центров которых признают существование крайне слабых непрерывных возбуждений при нормальных условиях, то по производимым такими возбуждениями явлениям аппараты распадаются на две группы: в одной результирующие эффекты имеют непрерывный, тонический характер, а в другой — перерывистый, периодический. К первой группе относятся тонусы сфинктеров (ani, vesicae и зрачка) и мышц скелета (только у обезглавленного животного?), тонусы тормозов сердца и возбудителей инспираций; ко второй — нервные снаряды дыхательных движений и мигания, спинномозговые центры лимфатических сердец у лягушки, колеблющийся тонус сосудосжимателей и двигатели мышц сердца. Вопрос, насколько деятельность центров параллельна производимым ими эффектам, не разрешен только для сердца*; во всех же остальных случаях такая параллельность несомненна. Другими словами, тоническому характеру эффекта соответствует тоническая же, а перерывистому — перерывистая деятельность нервного центра. Но в таком случае из явлений тонуса вытекает, что при слабых до

* Главным образом потому, что перерывистость сердечных сокращений нельзя приписывать исключительно деятельности узлов сердца.

неуловимости естественных раздражениях центры тонического действия, с их нервами и мышцами, способны приходить в непрерывную деятельность, — мышцы в род тетануса, — длящуюся неопределенно долгое время. Такое превращение скрытых возбуждений в явные эффекты может происходить только путем суммирования импульсов в нервных центрах. С другой стороны, неопределенно долгая продолжительность тонусов заставляет признать и *для нервных центров такую же двойственность в превращениях вещества*, какая принимается для мышц и нервов, т. е. *непрерывное восстановление рядом с таким же разложением.*

Что касается до вопроса, каким образом развивается из непрерывного возбуждения нервных центров периодическая деятельность рабочих органов, то на этот счет существует лишь следующее предположение. Розенталь сравнивает развитие в дыхательных центрах периодических импульсов к движениям со случаем, когда ток газа постоянного давления прорывается толчками, в виде отдельных пузырей, через столб жидкости, препятствующий свободному истоку газа. Чем больше, при прочих равных условиях, сопротивление со стороны жидкости, тем реже прорывы, но зато больше и количество газа, прорывающегося с каждым толчком, и наоборот. Образ этот можно, я думаю, заменить в настоящее время схемой, более близкой к действительности, если признать за дыхательными центрами способность кумулировать эффекты раздражения их кровью. Если, в самом деле, вытекающие отсюда за очень короткие промежутки времени импульсы не способны возбуждать центры в одиночку, то для нарастания энергии до той высоты, при которой она уже действует из центра на двигательный орган, требуется время; — это период покоя. Когда же накопившаяся энергия переливается, так сказать, от последнего толчка через край, то в живую силу переходит запас, развившийся не из одного, а из нескольких импульсов (это фаза движения); следовательно, для того, чтобы энергия поднялась на возбуждающую высоту вновь, опять нужно время покоя.

К объяснению мигательных движений схема наша тоже приложима, пожалуй, даже в большей степени, чем к развитию дыхательной периодики; но к иннервации лимфатических сердец из спинного мозга — только отчасти (именно насколько центральные импульсы должны иметь, вследствие свойств сердца и его двигательного привода, периодический характер), потому что источник нормального возбуждения их центров нам не известен.

Переходя от описанного случая слабого до неуловимости раздражения к раздражениям явственной силы, мы встречаем на тех же самых аппаратах уже более пеструю картину явлений, соответственно продолжительности и силе раздражений.

Тонические эффекты повторяются и здесь, именно в сфере зрения, слуха, обоняния и всех вообще чувствований, разве за исключением ощущений боли, которая нередко имеет перерывистый характер (с неправильными периодами). Но рядом с этим выступает новое: суммирование импульсов, т. е. нарастание чувственного эффекта, если и существует (для глаза оно доказано), то лишь в первые мгновения, а затем эффекты начинают ослабевать, возбудимость нервных центров падает — происходит то самое, что замечается на деятельности непрерывно тетанизируемой мышцы*. Как реагируют сфинктеры на непрерывное раздражение с естественных поверхностей, мало известно, — знают только, что в начале действия тонус усиливается. Относительно же мышц костного скелета на обезглавленных животных (по крайней мере, на лягушке) положительно известно, что при достаточной силе непрерывного раздражения кожи они могут приходить в перерывистую деятельность. Другими словами, в сфере кожно-мышечных аппаратов, с усилением раздражения, *непрерывный тонус может переходить в движение периодическое.*

* Чем кончается очень продолжительное возбуждение органов чувств раздражителями неизменной силы, мало известно, если исключить случаи нервных людей, не выносящих продолжительных звуков, и возможность развития этим путем гипноза.

Факт этот имеет очень большое значение, представляя, с одной стороны, свидетельство, что *разница между центрами тонического и перерывистого действия не абсолютная*, с другой стороны, указывая на то, что *нервные центры*, подобно мышцам, *способны заряжаться энергией не только во время слабых, но и во время сильных раздражений*.

Что касается, наконец, до явлений на снарядах с перерывистым действием, то здесь эффекты явных раздражений еще более разнообразны: — усиление движений без изменения типа, учащение их ритма до полного слияния в тетанус и, наконец, замедление ритма до полной остановки или прекращения движений. Нужно, впрочем, заметить, что места приложения раздражений, дающих перечисленные эффекты, не одни и те же. Так, одышке (усилению дыхательных движений) соответствует прямое раздражение центров измененной кровью; учащению дыхательного ритма до вдыхательного тетануса — возбуждение волокон n. vagi; а остановке или прекращению движений — возбуждение волокон верхнегортанного нерва. Учащение мигательных движений до тетануса производится усилением раздражения чувствующей поверхности, а прекращение мигания — действием воли. Учащение биений и тетанус лимфатических сердец совпадают по условиям происхождения: первое — с усилением отражательной деятельности спинного мозга вообще, второй — с тетанусом мышц костного скелета; а остановка биений в диастоле вызывается специально возбуждением волокон n. vagi.

Возможность получения тетанусов на периодически действующих снарядах в свою очередь указывает, что тут центры не отличаются существенно от центров тонического действия.

Перерывистое разряжание нервных центров

Последнюю (из известных), но, повидимому, не всеобщую черту в деятельности нервных центров представляет колебательный процесс их разряжания под влиянием одиночных раздражающих толчков. Если подействовать на кожный нерв обезглавленной лягушки одиночным сильным

индукционным ударом, вместо отрывистого вздрагивания получается плавное координированное движение, не отличающееся по внешнему виду от обычных произвольных движений. В лаборатории Людвига (Бирге, Сиротинин) спинной мозг раздражался в разных точках быстрыми одиночными уколами тонкой иглы и вызываемые таким образом сокращения имели плавный длительный характер, иногда с ясно выраженным тетаническим оттенком, — когда укол падал в область передних рогов серого вещества. Рядом с этим изучение явлений произвольного тетануса (Гельмгольц) и произвольных же плавных движений (Ловен, Введенский) показало, что сокращения мышц даже в последнем случае имеют тетанический, т. е. перерывистый характер. Значит, *в отражательных центрах кожно-мышечных аппаратов одиночные толчки достаточной силы способны вызывать ряды импульсов*. Не подлежит сомнению, что таким же свойством отличаются все вообще центры спинномозговой оси, из деятельности которых родятся плавные длительные движения в мышцах костного скелета. Нельзя сомневаться далее и в том, что свойство это, — но только значительно усиленное со стороны возбудимости центров и силы их разрядов, — лежит в основе таких явлений, как стрихнинные столбняки или припадки конвульсий, при расстройствах нервной системы, от ничтожных мимолетных влияний.

В области чувствования такое свойство нервных центров должно было бы выражаться существованием *положительных чувственных следов* после раздражающих толчков и слиянием эффектов в сплошное ощущение, когда быстрота следования толчков переходит известную границу. То и другое замечается в зрении, вкусе, обонянии * и в сфере болевых ощущений; поэтому, по аналогии, можно было бы принять и здесь для центров колебательную форму разряда. Но в слухе и осязании

* Нужно, впрочем, заметить, что в этих трех случаях переживание возбуждений над толчками может зависеть также от сравнительно медленного исчезания химического переворота в концевых снарядах чувствующих нервов.

допустить то же можно разве лишь для случаев чрезмерно сильных или крайне частых толчков, потому что в обычных условиях действия обоих снарядов переживания возбуждений над толчками не замечается. Так, рука явственно отличает дрожания звучащих тел в виде перерывистого зуда; а в слуховом аппарате, соответственно его способности тонко различать быстрые звуковые переходы, существуют даже приспособления для заглушения звуковых вибраций. Приспособления эти теряли бы всякий смысл, если бы рядом с ними существовали звуковые следы центрального происхождения.

Проведение возбуждений по центральным частям нервной системы

Деятельность всякого нервного снаряда предполагает известное движение во всех его составных частях, или, точнее, преемственную передачу возбуждения от одной части к другой — с сигнального нерва центру, а отсюда — в двигательный привод рабочего органа, когда нервный акт происходит по типу рефлекса. Что делается при такой передаче в центре, — сохраняет ли движение и здесь тот характер, который оно имеет в приводах, — неизвестно; но ввиду того, что передача происходит, центр считается звеном проводящего пути и путь рассматривается всегда как непрерывный. Насколько центр состоит из отдельных частей, связанных между собою так или иначе, связи эти называют *интрацентральными*. У человека и позвоночных центральные части большинства нервных снарядов лежат скученно в спинномозговой оси, и опыт показывает, что деятельности их лишь в исключительных случаях остаются совершенно обособленными — обыкновенно же возбуждение, войдя в спинномозговую ось с периферии или развившись где-нибудь центрально, заходит за пределы непосредственно возбуждаемого центра и приводит в действие другие. Во всех таких случаях между центрами одновременного или последовательного действия должны существовать *межцентральные* пути или связи.

Таким образом, изучению вопроса о проведении возбуждений по центральным частям нервной системы должно было бы

предшествовать в каждом частном случае, по меньшей мере, знание границ изучаемого центра, отношения его к периферическим приводам, разниц в устройстве его интра- и межцентральных связей и, наконец, направления последних. Тогда на долю физиолога выпадало бы измерение скоростей передвижения возбуждений и изучение других характеров движения в разных снарядах одновременного или последовательного действия. К сожалению, морфология спинномозговой оси дает нам до сих пор вместо ясных указаний одни лишь намеки на устройство центров (вопрос о межцентральных связях разработан несколько лучше), так что физиологу приходится на каждом шагу дополнять их более или менее гадательными выводами из наблюдаемых им фактов деятельности снарядов. Ввиду этого обстоятельства, мы примем в основу физиологического изучения явлений лишь следующие самые общие морфологические данные.

Все без исключения нервы, как сигнальные, так и двигательные, входящие в спинномозговую ось, кончаются здесь в системы и группы клеток, лежащие иногда в виде изолированных гнезд (серого вещества), соответственно раздельности нервов, или сплошным слоем, несмотря на последнюю (серое вещество спинного мозга). Такие группы клеток, с их интрацентральными связями, называют анатомическими центрами родящихся из них нервных волокон; но эти центры способны и на физиологическую деятельность: — когда все межцентральные связи такой группы разрушены, она способна еще давать некоторый minimum чувствования или отраженного действия. За пределами анатомических центров в спинномозговой оси, начиная с продолговатого мозга, лежат другие клеточные скопления, и опять в виде отдельных гнезд или сплошных слоев серого вещества, но из них выходят уже не нервы, а межцентральные пути, связывающие эти образования друг с другом и с анатомическими центрами. Таким образом, скопления серого вещества служат, при посредстве содержащихся в нем нервных клеток и сетей нервных волоконец, началом не только нервов,

но и всех (?) межцентральных, равно как многих интрацентральных связей, представленных белым веществом спинного и головного мозга. На этом основании

в состав центральных частей путей, пробегаемых нервными возбуждениями, всегда входят элементы серого и белого вещества — нервные клетки, сети раздробившихся на части осевых цилиндров и цельные осевые цилиндры.

Если к такой сложности состава прибавить полное отсутствие сведений, — как устроены в разных местах по длине переходы из одной формы путей в другую, как велико в каждом частном случае число таких перерывов (единственное исключение в последнем отношении представляют разве пирамидальные пути у человека по Флексигу), какое протяжение приходится на долю разнородных частей пути, — то скудость наших сведений по вопросу о проведении возбуждений в центральных частях нервной системы будет понятна. — Тем более, если ко всему сказанному присоединить еще полнейшую невозможность для физиолога изучать проведение по серому и белому веществу отдельно друг от друга.

До сих пор можно считать твердо установленными лишь следующие факты.

Закон изолированного проведения возбуждения распространяется на центральные пути. За это говорит всего яснее раздельность точечных ощущений из кожи и глаза и раздельность восприятия тонов, очень близких по числу колебаний, ухом. Правда, глаза и кожа представляют иррадиацию ощущений — распространение возбуждения на соседнюю окружность раздражаемого участка, — но эти явления легко объяснимы существованием интрацентральных связей в чувствующих центрах.

В противность периферическим путям, т. е. волокнам нервных стволов, *центральные пути дают от себя по длине хода ветви*; и местами отхода ветвей служат перерывающие путь скопления серого вещества. Исключение из этого правила приписывается только волокнам пирамидального пути у че-

ловека (по Флексигу), которые считаются идущими по всей длине спинномозговой оси без перерывов и ветвей. Главным основанием для ветвистости путей служат факты распространения возбуждений из какой-либо данной точки тела на органы разных функций, именно явления сочувствия в области чувствования и сочетания в группы одновременно или в ряд последовательного действия деятельностей таких мышц, которые заведомо иннервируются из раздельных анатомических центров.

В ветвистых частях путей не все ветви одинаково легко проходимы для возбуждений. В основе этого вывода, как и в предшествующих случаях, лежат физиологические факты, именно расширение сферы действующих органов, по мере того как усиливается раздражение в данной точке. Какой, однако, и всегда ли одинаковый, смысл имеют эти явления, сказать невозможно, потому что тут могут быть замешаны и разницы в устройстве (а также возбудимости) путей и различия в возбудимости встречающихся на пути центров и, наконец, колебания последней, вызванные влияниями из центра на центр.

Скорость распространения возбуждений в центральных частях меньше, чем в нервах, — даже если при расчете даваемых опытом валовых чисел времени на проведение по центрам и по нервам считать центральные пути прямолинейными. Замедление движения (против быстроты в нервах) относят, конечно, к местам перерыва белого вещества серым, т. е. к разнородностям пути; и, кроме того, в некоторых случаях (именно на спинном мозгу, Вундт) было найдено, что время передвижения по центрам не всегда пропорционально длине путей, если считать их прямолинейными. Так, в спинном мозгу переход возбуждения из одной половины в другую в поперечном направлении требует больше времени, чем распространение возбуждения по длине органа на возбуждаемой половине.

Измерения эти производятся на нервных центрах при помощи тех же способов, которые даны великим немецким физиологом Гельмгольцем для нервов — разницы только в приемах

сообщения животных частей с времяизмерительными снарядами. Последние описываются в общей физиологии нервной системы, поэтому говорить об них здесь неуместно.

С таким запасом общих данных перехожу к специальной части задачи, именно к подробному описанию деятельности нервных снарядов, связывающих кожу с мышцами костного скелета. Хотя этот частный случай не обнимает собою всех экситомоторных актов, происходящих при посредстве спинного и головного мозга, но по разнообразию и степени изученности явлений он стоит между ними, несомненно, на первом месте, представляя в то же время примеры всех видов и ступеней регуляции движений, начиная от простейших машинообразных форм до проявлений, осложненных вмешательством сознания и воли.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ СНАРЯДОВ, СВЯЗЫВАЮЩИХ КОЖУ С МЫШЦАМИ КОСТНОГО СКЕЛЕТА

13. Согласно с тем, что было сказано выше (§ 5) о роли этих снарядов, нервная связь между кожей и мышцами костного скелета выражается физиологически в трех главных формах:

1) в виде так называемых кожно-мышечных рефлексов, происходящих не иначе, как вслед за раздражением кожи, но являющихся тогда роковым образом, притом — для данных условий раздражения — всегда с машинообразной правильностью;

2) в виде отраженной локомоции, которая в наипростейшей форме, — когда, например, животное передвигается по совершенно ровной местности, — в свою очередь представляет машинообразную правильность со стороны периодичности чередования участвующих в ходьбе мышц; и

3) в виде так называемых сенсо- или психомоторных актов — явлений, в которых определяющим толчком для движения служат не просто ощущения, а сложные формы чувствования.

Все три формы можно вызвать раздражением любой точки кожи, и проводниками возбуждений на периферии во всех трех случаях служат одни и те же сигнальные и двигательные

нервы; но центральные части снарядов различны. — Рефлексы с машинообразным характером, как наипростейшая форма, могут происходить через посредство одного спинного мозга; локомоция требует по меньшей мере целости спинного и продолговатого; а третья форма, в ее нормальном виде, возможна только при целости всей центральной нервной системы.

Соответственно этому, вести порядок описания явлений можно было бы на два лада: начинать с явлений на спинном мозгу и включать постепенно в круг исследования деятельности всех вышележащих отделов головного мозга, от продолговатого до полушарий включительно; или распределить весь материал в три отдела: учение о кожно-мышечных рефлексах, локомоции и сенсомоторных актах; причем в каждом отделе пришлось бы, однако, повторять, какую роль в данной категории явлений играют все анатомически раздельные части центральной оси, начиная со спинного мозга. Первый распорядок с виду искусственно разразнивает естественные группы явлений, соответствуя лишь естественному порядку изучения последних путем дробления спинномозговой оси на части; а второй ведет с виду к повторениям. Есть, однако, возможность примирить оба порядка между собою, если выкинуть из учения о рефлексах влияние на них различных частей головного мозга и перенести все относящиеся сюда факты в физиологию последнего. Тогда учение о деятельности спинного мозга будет учением о наипростейшей форме рефлекса, когда он не осложняется ни актами сознания, ни вмешательством воли. Учению же о локомоции будет соответствовать регуляция движений из продолговатого мозга и средних частей головного; а сенсомоторным актам — деятельность полушарий.

УЧЕНИЕ О РЕФЛЕКСАХ

14. Когда спинной мозг отделен по верхушке четвертого желудочка от продолговатого, раздражение кожи туловища и конечностей не дает уже сознательных ощущений; локомоция, равно как всякие движения с самопроизвольным характе-

ром, тоже исчезают; а остается только способность к *рефлексам* или *отраженным движениям*, которые происходят не иначе, как вслед за раздражением кожи, и называются поэтому также *невольными*. Не всякое, однако, раздражение ведет к рефлексу: тактильное, например, в виде прикосновения к коже, остается обыкновенно без действия; но если раздражение имеет форму, которая причинила бы нормальному животному боль, то рефлекс появляется роковым образом, и это повторяется на всех без исключения точках кожи. При этом движение видоизменяется, смотря по месту и силе раздражения, но вся реакция целиком имеет повсюду один и тот же характер: животное как будто чувствует боль и старается или оттолкнуть раздражителя, или устранить от него раздражаемую часть тела. Сознания, однако, здесь нет, поэтому вся реакция от начала до конца справедливо считается деятельностью *целесообразно устроенного механизма* — так называемого *рефлекторного аппарата*, — а совокупность всех подобных реакций, отнесенная ко всей поверхности кожи, — деятельностью системного снаряда, обеспечивающего целость всей внешней поверхности тела от случайных насилий во время жизни. Другими словами, нервный снаряд, связывающий кожу с мышцами, можно рассматривать как целое, соответственно единству его сигнальной поверхности (т. е. кожи), или как сочетание однородно устроенных и однородно действующих (в смысле произведения целесообразных движений) аппаратов, способных приходить в действие в одиночку и группами.

При изучении его устройства выгодно держаться сначала последнего взгляда, считая аппараты для различных точек кожи раздельными друг от друга.

Состав рефлекторного снаряда

В состав такого редуцированного снаряда входят: сигнальная поверхность или участок кожи (A) с проводником или кожным нервом (B); затем отражательный центр (C) с двигательным нервом (D) и мышцей (E). Все части друг с другом связаны, как это выражено на приложенной схеме (рис. 1).

Описательная анатомия и физиологический опыт показывают, что нервные волокна, разветвляющиеся в коже и мышцах, направляясь с периферии к спинному мозгу, сначала сливаются друг с другом в общие нервные стволы, но затем вблизи спинного мозга, по входе в позвоночник, снова расходятся и входят в мозг раздельно: кожные волокна — через задние, а двигательные — через передние корешки. Если в самом деле перерезать животному нервное сплетение одной из конечностей, то в ней уничтожается как чувствительность, так и подвижность; если же перерезка падает на одни задние корешки соответствующего сплетения, то теряется только чувствительность, а от перерезки передних парализуется только движение. Опыты с перерезкой корешков принадлежат Чарлзу Беллю. В приведенной форме они соответствуют случаю, когда вся центральная нервная система цела; но и на обезглавленном животном получается в сущности то же самое. — Перерезкой задних корешков уничтожается в конечности только способность кожи вызывать рефлексы, а перерезкой передних — только способность отвечать на кожные раздражения движением.

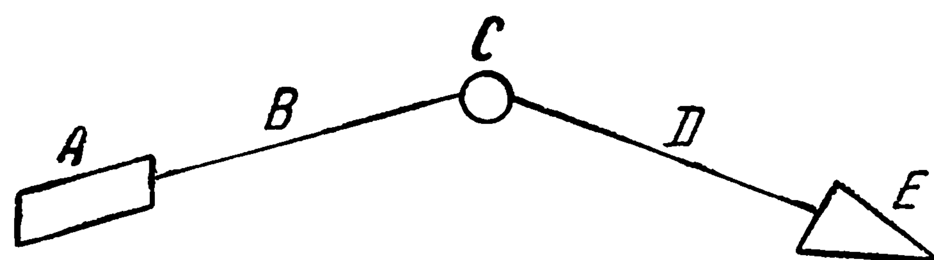


Рис. 1

Топография отражательных центров

Столь же простыми опытами можно убедиться далее в том, что ближайшее соединительное звено между волокнами задних и передних корешков своей стороны (т. е. правой или левой половины спинного мозга), входящими в спинной мозг на одной и той же высоте, лежит приблизительно на уровне их видимого места вхождения. — На обезглавленных животных с телом, сильно вытянутым в длину (например, на угрях, ужах и пр.), туловище можно изрезать поперек на сравнительно небольшие

куски, и в каждом из них сохраняется способность к отраженным движениям. На лягушке такое дробление удается в очень тонкой форме лишь в области плечевого утолщения, откуда родятся, как известно, все нервы передних конечностей и, между прочим, те, при посредстве которых руки поднимаются к голове и опускаются вдоль живота вниз. — По вскрытии позвоночника в соответственном месте плечевое утолщение перерезают или вплотную над уровнем отхождения плечевых корней по *ab*, или вплотную под этим уровнем, по *cd* [рис. 2]. В обоих случаях отраженные движения в руках, вызванные раздражением их кожи, резко изменяются против нормы, но различным образом. После разреза по *ab* руки при всяком раздражении кожи опускаются вниз, принимая с виду такое положение, какое имеют свободно висящие руки человека. Во втором же случае, — но при этом животное не должно быть обезглавлено, — они всегда направляются к голове. Объяснение лежит в том, что отражательные центры для мышц, двигающих руки к голове, лежат в спинном мозгу выше, чем центры для опускателей рук книзу; а также в том, что обе группы мышц, как антагонистические по действию, уравновешивают друг друга более или менее, когда возбуждение распространяется на их центры. После этого понятно, что при обеих перерезках из сферы рефлекторного действия выпадает та или другая группа антагонистических мышц, и результирующее движение по необходимости принимает направление исключительно или кверху, или книзу.

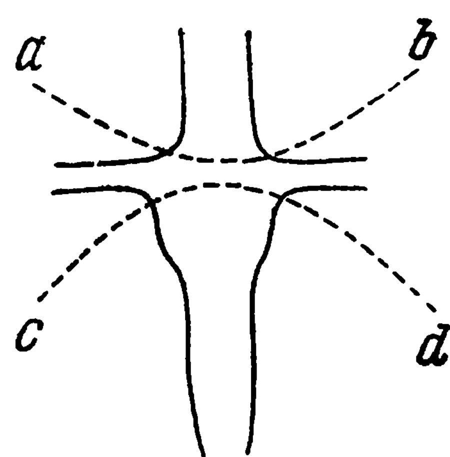


Рис. 2

В более грубом виде дробление спинного мозга (например, изолирование всей отражательной группы передних или задних конечностей) удается на всех вообще животных и даст везде одни и те же результаты. Поэтому принимают, что *поэтажному вхождению в спинной мозг передних и задних корешков соответствует параллельное поэтажное распределе-*

ние в спинном мозгу соединяющих эти корешки центральных звеньев, или отражательных центров.

Но из анатомии известно, далее, что спинной мозг состоит из двух совершенно симметричных боковых половин, правой и левой; поэтому является дальнейший вопрос, как расположены в спинном мозгу отражательные центры для правой и левой половин тела. Ответ на него дается очень простыми опытами. У лягушки очень легко удается раздвоить спинной мозг вдоль (повторительными уколами тонкого остроконечного ножа) от верхушки 4-го желудочка до начала поясничного утолщения. Если перерезать затем раздвоенную часть спинного мозга по обеим границам раздвоения поперек, то все плечевое утолщение будет разделено на правую и левую половину; а между тем рефлексы в руках сохраняются. Другой менее чистый, но зато еще более легкий опыт заключается в том, чтобы на обезглавленной лягушке уничтожить частыми поперечными разрезами деятельность одной половины спинного мозга по всей его длине. — Рефлексы в нетронутой половине при этом сохраняются. На этом основании принимают, что

центры отражательных механизмов каждой боковой половины тела лежат в соответствующей половине мозга.

Вывод этот, вместе с предшествующим, изображен графически на прилагаемой схеме [рис. 3].

Чтобы покончить с топографией отражательных аппаратов, следует еще сказать, как лежат друг относительно друга и относительно спинномозговой оси концевые снаряды отражательных аппаратов, т. е. связанные между собой рефлекторно участки кожи и мышечного слоя. На животных с телом, сильно вытянутым в длину, вопрос решается уже приведенными выше опытами дробления туловища на части. Здесь мышцы, приводимые в движение раздражением кожи, лежат непосредственно под раздражаемыми участками последних. Следовательно, кожа и подлежащий мышечный слой распадаются у таких животных на пояса, лежащие параллельно друг к другу, к местам отхождения нервов от спинного мозга и к связываю-

щим последние рефлекторным центрам. Подобное отношение между участками кожи и подлежащими мышцами встречается, впрочем, местами у очень многих животных, например: движения в пальцах у лягушки при щипании их; закрывание и втягивание внутрь глазного яблока при влияниях на его поверхность или на окружность; раздельное движение в руке, ноге и мышцах живота, когда раздражение падает на кожу этих частей; встряхивание ухом при дотрагивании до него у кошки, собаки и пр.; местные сокращения подкожной мышцы у лошади от укуса насекомых; гримасы в личных мышцах человека от щекотания кожи на лице и пр. и пр. Сюда же следует отнести опыты В. Краузе * над нервами передней конечности у кролика и обезьяны. — Он перерезал их близ выхода из межпозвоночных дыр; оставлял животное жить около 3 недель и наблюдал затем сферы распространения нервов, претерпевших жировое перерождение. Путем таких наблюдений было найдено, что у кролика и обезьяны от перерезки 1-го спинного нерва перерождаются кожные волокна всего маленького пальца и соседней с ним (т. е. с локтевой стороны) половины 4-го; а от перерезки последнего шейного — кожные нервы остальных трех пальцев и лучевой половины 4-го. Распределение мышечных нервов в глубоком сгибателе пальцев оказалось совершенно параллельным с распределением чувствующих: от перерезки 1-го спинного перерождались только волокна в пучках мышцы, прикрепляющихся к сухой жиле маленького пальца и отчасти 4-го. От перерезки же последнего шейного нерва перерождались нервные волокна в отделах глубокого сгибателя, переходящих в сухие жилы 2-го, 3-го и отчасти 4-го пальца. Таким распределением нервов в глубоком сгибателе пальцев Краузе

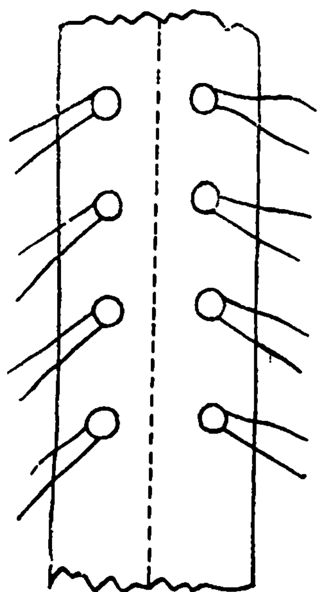


Рис. 3

* Подобные же опыты Тюрка касаются, к сожалению, только сфер распространения чувствующих нервов в коже.

объясняет известное всем явление на человеческой руке, что 4-й палец сгибается невольно всякий раз, как хотят согнуть в крайнем сочленении 3-й или 5-й.

Итак, если иметь в виду, для каждой данной раздражаемой точки кожи minimum производимого из нее рефлекторного действия и назвать действующую при этом часть всего кожно-мышечного аппарата *отражательным элементом*, то нельзя не признать, что

в устройстве спинномозгового рефлекторного снаряда сказывается тот же основной тип мозаичности элементов, который выражен столь резко в строении и деятельности нервного снаряда глаза и уха; —

с тем, однако, отличием, что здесь элементы как периферической, так и центральной мозаики значительно изолированы друг от друга, тогда как в мозаике отражательных центров связи между элементами выражены, как увидим далее, очень резко.

Теперь посмотрим, как устроен отражательный элемент *.

Устройство отражательного элемента

15. Ввиду того, что рефлекс можно вызвать уколом любой точки кожи и того, что в нерве проводящим элементом служит первичное нервное волокно, можно предположить с очень большой вероятностью, что в сигнальной части элемента проводником служит одно или несколько, но во всяком случае небольшое число кожных волокон. С другой стороны, всякое точечное раздражение, как бы слабо оно ни было, приводит в движение по меньшей мере одну мышцу, или по крайней мере значительную часть ее волокон, иначе сокращение было бы фибриллярным. Следовательно, в отражательном центре, как соединительном звене между проводниками, на одно кожное волокно

* К сожалению, на первый же относящийся сюда вопрос, каковы участки кожи, соответствующие элементу рефлекторной мозаики, ответа еще нет. По аналогии с тем, как этот вопрос решается в сфере осязания для участков раздельного точечного чувствования, элементу рефлекторной мозаики должен был бы соответствовать участок кожи, все точки которого дают, при minimume действия, одинаковые двигательные эффекты.

приходится несколько двигательных, так как число последних соответствует числу сокращающихся мышечных волокон. Другими словами, *центр, как путь для передачи возбуждения* из одной половины снаряда в другую, *должен быть ветвистым.* Без посредства нервных клеток такой переход был бы, однако, невозможен, так как иначе пришлось бы допустить, что ósевый цилиндр кожного волокна, по входе в спинной мозг, рассыпается на волоконца, а эти переходят в целые осевые цилиндры. С морфологической стороны невозможно именно последнее. Значит, факт ветвления пути в центре естественно приводит к вопросу об анатомическом отношении сигнальных и двигательных волокон к спинномозговым нервным клеткам. Отношение это выяснено для двигательных волокон несравненно больше, чем для сигнальных, поэтому мы и начнем с них.

Первый просвет в этом деле достигнут трудами Дейтерса, показавшего, что всякой нервной клетке в передних и задних рогах серого вещества спинного мозга присущ, рядом с ветвящимися протоплазматическими отростками, один отросток не ветвящийся и соответствующий по виду и размерам осевому цилиндру. Так как волокна передних корешков, по входе в спинной мозг, направляются к передним рогам, то из находки Дейтерса естественно уже было вывести предположение, что каждое волокно переднего корешка соединяется посредством неветвящегося отростка с нервной клеткой. Предположение это требовало, однако, проверки, и таковая явилась лишь много лет спустя на лягушке в работе Бирге, вышедшей из Лейпцигской лаборатории. Этот исследователь считал на одном и том же животном число всех волокон, входящих в мозг через передние корешки, и число всех клеток в передних рогах; затем сопоставлял полученные числа в разных направлениях и пришел к следующим общим выводам.

1. У лягушки столько же клеток в передних рогах серого вещества, сколько волокон в передних корешках.

2. Число клеток в отделе спинного мозга, соседнем месту вхождения корешка, вообще соответствует числу волокон в по-

следнем; другими словами, концевая клетка всякого волокна должна лежать недалеко от места его вхождения в мозг.

3. Число волокон и клеток стоит в прямой связи с величиною тела (возрастом), т. е. с объемом или весом мускулатуры, откуда следует, что с ростом тела нервные клетки и волокна или возникают вновь, или развиваются из зачатков.

4. Число сигнальных волокон всегда несколько превышает число двигательных *.

5. В спинном узле (на задних корешках) не происходит ни уменьшения, ни нарастания нервных волокон.

Привожу наиболее интересные из чисел этого исследования. Под *a*, *b*, *c*, *d* разумеются различные животные; слова «справа», «слева» обозначают правую или левую половину тела и спинного мозга.

	a	*b*
Число двигательных волокон с одной стороны тела	5734	4283
Число клеток справа	5777	4240
» » слева	5740	

	c	*d*
Число двигательных волокон с одной стороны	3524	4283
» сигнальных волокон с той же стороны	3781	5335

Число двигательных волокон с обеих сторон на лягушках разного веса (от 1,5 до 111 г) колебалось между 5984 и 11 468.

* Судя по тому, что в отражательном элементе на одно сигнальное волокно должно приходиться несколько двигательных, следовало бы ожидать противного. Но не нужно забывать, что через задние корешки входят в спинной мозг, кроме кожных, волокна из окружности сочленений, чувствующие волокна из мышц (Закс) и таковые же от всех брюшных внутренностей, а через передние, — кроме волокон для мышц скелета, таковые же для мышц кровеносных сосудов и некоторых полостных органов.

Так как сигнальных волокон вообще больше, чем двигательных, то *число всех нервных волокон, входящих в спинной мозг*, даже на самых крупных лягушках не доходит до 25 000.

Что касается до способа окончания сигнальных волокон, то этот вопрос еще не выяснен окончательно. Однако вероятностей в пользу их связи с нервными клетками задних рогов больше, чем в пользу прямого перехода разветвленного сигнального волокна, т. е. рассыпавшегося на части осевого цилиндра, в сеть протоплазматических отростков двигательных клеток. Доводов в пользу такой связи несколько: 1) клетки в задних рогах спинного мозга имеют тоже один неветвящийся отросток; 2) в продолговатом мозгу гнезда нервов, связанных рефлекторно, раздельны (например, гнезда trigemini и facialis), следовательно, здесь переход сигнальных волокон в клетки своего гнезда составляет морфологическую необходимость; 3) перерезка задних корешков ведет за собою (по наблюдениям Россолимо *) атрофию клеток в голове задних рогов соответствующей области спинного мозга, не влияя на клетки передних рогов. С физиологической же стороны, в пользу окончания сигнальных волокон в клетки, отдельные от двигательных, можно привести следующие соображения. Спинномозговые рефлексы, в пределах своих целей, т. е. в защите кожи от насилий, не менее целесообразны, чем сенсомоторные акты — недаром в прежнее время говорилось даже о «спинномозговой душе» (Пфлюгер): — но в последних движение согласовано с сигналом и сигналу соответствует отдельный центр чувствования. Правда, деятельности таких центров обыкновенно свя-

* Этот исследователь перерезал на 6 морских свинках задние корни крестцового сплетения и наблюдал по истечении некоторого времени на разрезах спинного мозга следующее: изменения ограничивались сферою поясничного утолщения только на стороне перерезки и состояли в атрофии волокон, подходящих к заднему рогу, в сильно выраженной атрофии клеток в голове рога и в сужении волокнистой сети в шейке последнего.

заны с актами сознания, а явления в спинном мозгу бессознательны; но ведь и сенсомоторные акты могут происходить бессознательно (например, в опьянении и состояниях естественного или искусственного сомнамбулизма), не переставая через это быть целесообразными (см. ниже физиологию средних частей мозга и полушарий). Кроме того, ниже, когда будет идти речь об отношении элементов спинного мозга к элементам головного, мы увидим, что анатомические и физиологические факты легче объяснимы, если принять окончание в отдельные клетки как для двигательных, так и для сигнальных волокон.

Итак, если принять на основании всех перечисленных данных окончание каждого сигнального волокна в клетку задних рогов, то в состав отражательного центра как соединительного звена между сигнальными и двигательными волокнами должны входить связанные между собою интрацентрально клетки задних и передних рогов — первые в меньшем числе, чем вторые.

Как устроена интрацентральная связь в отражательном элементе, неизвестно; но физиологически ее можно характеризовать как *место наилегчайшей передачи возбуждений с сигнальных волокон на двигательные* в сложной системе рефлекторных путей, и как *форму сочетания* волокон и клеток *в группы одновременного действия*. — Последнее — на том основании, что в состав отражательного элемента может входить одна мышца, а волокна последней представляют группу элементов, действующих всегда одновременно, и им соответствует группа клеток в центре.

Теперь, когда вероятная форма отражательных аппаратов установлена, следовало бы разделить спинной мозг на участки, соответствующие по возможности minimum'ам рефлекторного действия, и изучать их отношение к раздражениям. Таких опытов, однако, еще не существует — до сих пор изучались систематически эффекты кожного раздражения только на всем спинном мозгу разом и только в двух направлениях: со стороны зависимости явлений от места и силы кожного раз-

дражения *. С первым из этих вопросов совпадает изучение той стороны отраженных движений, которая выражается целесообразностью их, а второму условию соответствуют явления распространения рефлексов по телу. Мы начнем с последнего вопроса.

Распространение рефлексов по телу

16. Основные факты, с которыми нам придется иметь здесь дело, заключаются в следующем. Какая бы точка кожи ни подвергалась раздражению, движения, по мере усиления последнего, распространяются всегда на большее и большее число мышц; и если в порядке и характерах такого распространения существуют общие черты, независимо от места раздражения, — падает ли оно, например, на кожу голени, бедра, живота или передних конечностей и пр., — то сумма таких общих фактов и составляет ответ на вопрос. При такой постановке задачи, легко понять a priori, что из всякой точки кожи, или точнее из всякого центра наименьшего рефлекторного действия (потому что распространению рефлексов соответствует собственно передвижение возбуждений по центральным частям отражательных аппаратов) распространение возбуждения по спинному мозгу мыслимо в следующих общих направлениях: кверху и книзу от места раздражения по своей стороне; поперечно в симметричную область другой половины тела; и, наконец, кверху и книзу отсюда, т. е. по стороне тела, противоположной месту раздражения. За вопросом о направлении следуют вопросы: распространяются ли возбуждения по мозаике центров преемственно, от члена к члену, давая в результате такую же преемственность (род перистальтики) в распространении движений, или местами существуют между центрами сокращенные пути; течет ли возбуждение повсюду с одинаковыми характерами и одинаковой скоростью или местами существуют уклонения от общего типа и пр., и пр.

* Сюда следовало бы еще присоединить величину раздражаемой поверхности.

Для всех этих вопросов морфология спинного мозга должна была бы представить нам готовые данные; но так как этого нет, то физиологу, рядом с явлениями деятельности, приходится рассматривать соответственные факты строения спинного мозга, именно вопросы: как связаны между собою центры отражательных элементов своей стороны и с центрами противоположной; какую роль играет в распространении рефлексов серое и белое вещества спинного мозга и, в частности, передние, средние и задние столбы.

К сожалению, сведения наши представляют здесь на каждом шагу огромные пробелы — главным образом за отсутствием анатомических данных и способов регистрировать одновременно сокращения всех мышц, участвующих в сложных рефлексах; поэтому из намеченных нами частных вопросов говорить можно лишь о некоторых.

Повсеместность распространения рефлексов

Между всеми подлежащими нашему рассмотрению фактами на первое место ставят обыкновенно возможность распространения рефлексов из любой точки кожи на все без исключения мышцы туловища и конечностей. В наиболее несомненной форме это явление наблюдается на обезглавленной лягушке (под верхушкой 4-го желудочка), когда она была предварительно отравлена стрихнином *; но и без такого искусственного повышения центральной возбудимости, сильным раздражением кожи в любом месте можно вызвать движения, если не повсюду, то по крайней мере во всех четырех конечностях и в некоторых мышцах туловища. Значит, связи между отражательными центрами или повсеместны, или по крайней мере устроены так, что из каждого данного центра возбуждение может распространяться по всем вышеуказанным главным направлениям. Отсюда, од-

* При целости всей центральной нервной системы стрихнинный столбняк распространяется несомненно *на все* мышцы тела; но этот факт для нашего вопроса не доказателен, потому что из головного мозга, как увидим, есть особые пути ко всем мышцам тела.

нако, никак не следует делать вывода, что пути в спинном мозгу устроены в виде непрерывной мелкой сети, в звеньях которой лежат отражательные центры. Если бы это было так, то никаким неполным разрушением сетчатого пути нельзя было бы уничтожить повсеместного распространения рефлексов; а между тем опыты на лягушке говорят противное.

Чтобы сделать их, однако, читателю понятными, необходима маленькая вставка касательно той области тела, над которой они производятся. У лягушки участок мозга *efgh* между плечевым и поясничным утолщением приходится на 4-й позвонок, так что *ef* соответствует границе между 3-м и 4-м позвонком, а *gh* — границе между 4-м и 5-м (рис. 4). Участок этот играет роль проводника при распространении рефлексов сверху вниз (с кожи рук на мышцы ноги) и обратно (с кожи ног на мышцы рук), потому что от разрушения его рефлексы в сфере самих утолщений (т. е. с кожи рук на мышцы рук и с кожи ног на мышцы ног) не страдают.

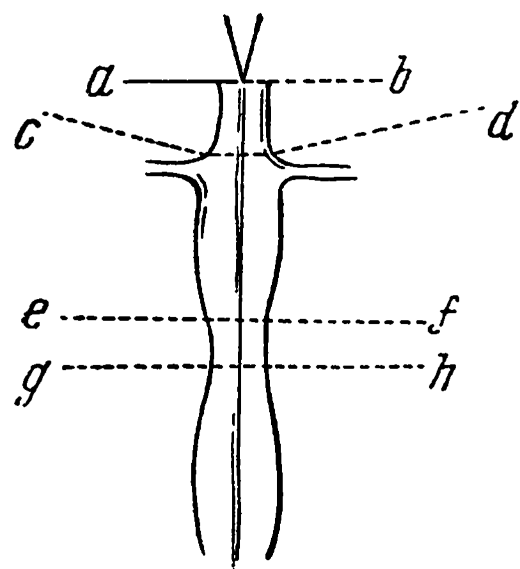


Рис. 4

Теперь привожу упомянутые выше факты.

a) На обезглавленной по верхушке 4-го желудочка (по *ab*) лягушке рефлексы с кожи рук на мышцы (сгибателей) ног продолжают существовать, если перерезать переднюю половину спинного мозга, т. е. передние столбы и часть средних, на границе между 3-м и 4-м позвонком (по *ef*), но если перерезка сделана по границе между 4-м и 5-м (по *gh*), то они исчезают.

b) На обезглавленной по верхушке 4-го желудочка лягушке рефлексы с кожи ног на мышцы (опускателей) рук сохраняются, наоборот, при перерезке передней половины мозга по *gh* и исчезают при перерезке по *ef*.

c) Если лягушка обезглавлена вплотную над плечевыми корнями (по *cd*), то вырезывание задней половины спинного мозга (т. е. задних столбов и части средних) в сфере 4-го

позвонка (*efgh*) уничтожает рефлексы с рук на ноги и обратно.

d) На лягушке, обезглавленной по *cd*, перерезка боковой половины спинного мозга между *ef* и *gh* уничтожает рефлексы с ног на руки.

Во всех этих опытах употреблялось самое сильное раздражение кожи (крепкой серной кислотой); значит отсутствию рефлексов соответствовало не ослабление, а действительное уничтожение их, т. е. перерыв пути.

Итак, *форму центральных связей нельзя представлять себе в виде непрерывной сети.*

Но, с другой стороны, на той же обезглавленной лягушке можно показать очень простыми опытами, что в спинном мозгу по его длине, кроме прямых (может быть даже прямолинейных) путей, есть и окольные, что опять напоминает сеть.

Так, на лягушке, обезглавленной по верхушке 4-го желудочка, перерезка боковой половины спинного мозга в сфере 4-го позвонка обыкновенно не мешает передаче рефлексов спереди назад (с кожи рук на мышцы ног) по пораненной половине спинного мозга, хотя рефлекс при этом явственно затруднен и замедлен.

Влияние массы проводящего вещества

Явление, действительно, имеет такой вид, как будто от прямых путей между отражательными центрами руки и ноги своей стороны (например, правой) отходит рукав в противоположную (левую) половину спинного мозга, образуя с прямым путем род петли и давая возможность возбуждению обойти пораненное место. Но в сущности дело гораздо сложнее. — Чем ниже в сфере 4-го позвонка (чем ближе к *gh*) сделана боковая перерезка спинного мозга, тем меньше шансов на сохранение рефлексов спереди назад; и таким же образом влияет на сохранность рефлексов спереди назад, при боковой перерезке, целость верхнего участка *abcd*: при разрезе по *ab* рефлекс спереди назад есть, а по *cd* — нет. Стало быть обходное движение предполагает сохранность сравнительно большой массы проводящего

вещества (спинного мозга) и в месте вхождения возбуждения в спинной мозг и там, где оно из него выходит. Еще резче высказывается такое значение массы в другой форме опыта, когда боковых перерезок спинного мозга две и они сделаны на разных высотах, так что возбуждению приходится огибать не один, а два разреза. Чем больше расстояние между боковыми перерезками, тем легче передаются возбуждения по нетронутому перешейку вверх и вниз, и наоборот. На животном необезглавленном выходит в сущности то же самое: здесь сближением боковых перерезок спинного мозга можно ослаблять до полного исчезания передачу как чувственных возбуждений с кожи ног к мозгу, так и произвольнодвигательных отсюда к мышцам ног.

Сопротивление в путях

Вопросы наши еще более усложняются, если схемы связей строить по явлениям постепенно усиливаемого раздражения, начиная с самых слабых. — Рефлексы распространяются при этом (по мышцам) не равномерно, а скачками. Так, в висячем положении лягушки постепенному раздражению лапки соответствует постепенное же распространение рефлексов только на всех сгибателей члена (отдергивание его от раздражителя или притягивание члена к телу); для того же, чтобы рефлекс пошел дальше, нужно сразу усилить раздражение.

Пфлюгер, изучавший отражательную деятельность спинного мозга в этом направлении, пришел к некоторым общим выводам, которые до сих пор приводятся в учебниках под именем *законов распространения рефлексов*. В сущности же здесь подразумеваются следующие факты.

Если кожное раздражение вызывает рефлексы только с одной стороны тела, правой или левой, то эта сторона всегда соответствует месту раздражения.

Если возбуждение вызывает движения в обеих половинах тела, то оно всегда сильнее на стороне раздражения.

При переходе рефлексов слева направо и наоборот они всего легче происходят в симметричной месту раздражения области.

Перекрестные рефлексы (например, с кожи правой ноги на мышцы левой руки или обратно) на обезглавленных животных Пфлюгер отрицает; но для лягушки это положительно несправедливо.

Позднее эти наблюдения были дополнены измерениями быстроты распространения возбуждений по спинному мозгу в разных направлениях (Розенталь и Вундт). В опытах этого рода * меряют валовую продолжительность всего рефлекса от момента раздражения до начала отраженного движения и, вычтя из него время, потребное для передвижения возбуждения по нервам (сигнальному и двигательному), получают то, которое идет на переход по центральной части снаряда. В нашем случае сравнивались для различных направлений такие разности и получились (по Вундту) следующие результаты: время центральной передачи всего короче на одноэтажных нервах (с сигнального на двигательный) своей стороны; длиннее на разноэтажных своей стороны (с правой руки на правую ногу и т. д.); а всего длиннее на одноэтажных нервах разных сторон (т. е. поперечная передача слева направо или наоборот).

Факты эти стоят в несомненном согласии с вышеприведенными законами Пфлюгера, поэтому их сводят на общую причину. — Выходя именно из несомненно доказанного факта, что возбуждение передвигается по центральным путям медленнее, чем по нервам (Розенталь, Вундт, Экснер), и сводя такое замедление на существование в сфере нервных центров особых сопротивлений, описанные нами явления объясняют неравномерным распределением последних по спинному мозгу в разных направлениях.

Какова бы, однако, ни была настоящая причина разбираемых явлений **, они устанавливают несомненным образом *факт*

* Способы измерения здесь по основному принципу те же, что способы измерения быстроты распространения возбуждений по двигательному нерву.

** Ее можно было бы искать не только в разнице устройства путей по разным направлениям, но также во взаимодействии элементов возбу-

сочетания отражательных элементов в группы однородного физиологического действия и сочетание групп в ряды последовательного действия. Сгибатели и разгибатели одной и той же конечности представляют в этом отношении наиболее резкий, но далеко не единственный, пример; — несколько ниже, когда пойдет речь о влиянии на рефлексы места кожного раздражения, мы встретимся со многими другими примерами того же рода.

Формы центральной передачи

Таким сочетанием элементов в группы и ряды преемственное (перистальтическое) распространение рефлекторных возбуждений по центральной мозаике, повидимому, уже исключается, по крайней мере для случаев, когда действующие друг за другом мышечные группы отделены значительным пространством по оси тела — когда, например, рефлекс распространяется с кожи ноги на мышцы руки или обратно. Однако вопрос этот мог бы быть решен только опытами. С виду (на лягушке) рефлексы с ноги на руку и обратно, действительно как будто способны миновать промежуточные мышцы живота (именно в случае, когда раздражение только что достаточно сильно для произведения такого рефлекса); но при скоротечности всего явления такое перескакивание может быть лишь кажущимся; тем больше, что при сильных раздражениях в рефлексах с ног на руки всегда принимают участие и мышцы живота на стороне раздражения. С другой стороны, судя по силе отраженных движений, можно утверждать с положительностью, что кожа руки должна быть связана с мышцами ноги своей стороны теснее, чем с мышцами живота; и то же следует сказать о связи между кожей ноги и мышцами рук. С точки зрения целесообразности рефлексов это, впрочем, и понятно: брюшной пресс как результат совместного сокращения всех брюшных мышц едва ли может играть какую-нибудь роль в защите кожи рук и ног от насилий.

жденного спинного мозга, потому что в этом состоянии возбудимость его представляет многообразные и резкие колебания, как увидим ниже.

Последний пункт (из известных) в учении о распространении рефлекторных возбуждений формулируют так: рефлекс по спинному мозгу идет только от задних корешков к передним, но не обратно. — Если животному перерезать, например, все задние корни нервного сплетения одной из конечностей, то никакое раздражение (ни кожи, ни нервов) соответствующего члена не вызывает никаких эффектов, как бы сильно оно ни было.

Переходя теперь от физиологических данных к данным строения, нам следовало бы, на основании всего доселе сказанного, построить ряд анатомических схем:

1) для центральных *групп одновременного действия* (отражательных элементов);

2) для сочетаний отражательных элементов в *группы однородного действия* (сгибатели и разгибатели всего члена, отводящие и приводящие группы); и

3) для сочетаний групп в *ряды последовательного действия* (например, рефлексы с ног на руку или обратно).

При этом схемы должны были бы быть согласованы с двумя вероятными формами распространения возбуждений по центрам: с *передачей по смежности*, от элемента к элементу, и с *обходными движениями* по сокращенным путям, т. е. с минованием промежуточных звеньев. Для всех этих случаев следовало бы, наконец, определить, какое участие принимает в строении серое и белое вещества спинного мозга. К сожалению, сверх обычных трудностей построения анатомических схем по отрывочным физиологическим данным, в нашем случае дело значительно затрудняется невозможностью опытного расчленения рефлекторных групп на части и тем, что по спинному мозгу, помимо рефлекторных связей, идут еще пути для чувственных возбуждений к головному мозгу и произвольнодвигательные отсюда к мышцам скелета. К тому же в настоящее время признано, что в периферии одни и те же проводники, т. е. сигнальные и двигательные нервы, служат и для кожно-мышечных рефлексов и для сенсомоторных актов; а через это различение

обоего рода путей становится еще более затруднительным. По этим причинам время для построения спинномозговых схем еще не настало, и все усилия исследования должны быть пока направлены к выяснению — не решению! — вопросов, чтó есть в спинномозговой части сенсомоторных и рефлекторных путей общего и чем они отличаются друг от друга.

Параллели между сенсомоторными и рефлекторными путями на лягушке

Всякие попытки найти между точками кожи такие пункты или между спинномозговыми смешанными нервами такие пучки, которые давали бы при сильном раздражении на необезглавленной лягушке рефлексы только в сфере спинного мозга или только в сфере головного, оказывались до сих пор неудачными. Поэтому первою общею частью сравниваемых путей будут сигнальные волокна. Так как, далее, в спинномозговых рефлексах и в движениях (туловища с конечностями), происходящих при посредстве головного мозга, участвуют одни и те же мышцы, притом все основные формы сочетанных движений, именно сгибание и разгибание, приведение и отведение членов и пр. в обоих случаях одинаковы, то совпадение путей должно быть распространено на ближайшие концы нервов в спинном мозгу и на те центральные связи, при посредстве которых возникают наши группы одновременного и однородного действия.

За этими пределами начинается сочетание групп в ряды последовательного действия, и здесь уже является возможность решать вопросы о совпадаемости путей опытом. С этой целью я сравнивал, при одинаковых поранениях спинного мозга, на нормальной и обезглавленной по верхушке 4-го желудочка лягушке: передачу в заднюю ногу произвольнодвигательных импульсов и рефлексов с кожи руки на мышцы ноги; передачу к голове чувственных импульсов и рефлексов с кожи ноги на мышцы руки. Поранение спинного мозга во всех случаях производилось в сфере 4-го позвонка и имело повсюду значение искусственного нарушения целости путей. Рефлексы на нормальном и обезглавленном животном вызывались раздражением

лапок крепкой серной кислотой (т. е. самым сильным раздражением). Для большей наглядности я поставлю параллельные результаты рядом.

Нормальное животное	Обезглавленное животное
Поперечная перерезка боковой половины спинного мозга затрудняет произвольные движения в задней конечности на стороне разреза тем сильнее, чем больше кзади он сделан.	Поперечная перерезка одной половины спинного мозга уничтожает рефлекс с руки на ногу на стороне разреза тем вернее, чем больше кзади он сделан.
Перерезка передней половины спинного мозга на границе 3-го и 4-го позвонков дает паралич задних ног, исчезающий в течение нескольких часов.	Перерезка передней половины спинного мозга на границе 3-го и 4-го позвонков не уничтожает рефлексов спереди назад.
Перерезка передней половины спинного мозга на границе 4-го и 5-го позвонков дает неисчезающий паралич.	Перерезка передней половины спинного мозга на границе 4-го и 5-го позвонков уничтожает рефлексы.
Вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении 4-го позвонка не производит почти никаких изменений в произвольных движениях задних конечностей.	Вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении 4-го позвонка не уничтожает рефлексов спереди назад.
Поперечная перерезка боковой половины спинного мозга не уничтожает передачи возбуждения на стороне разреза с кожи задней лапки на мышцы рук.	Поперечная перерезка боковой половины спинного мозга уничтожает рефлекс на стороне разреза с кожи задней лапки на мышцы рук.
Вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении 4-го позвонка не уничтожает передачи возбуждений с ноги на руку.	Вырезывание задней половины спинного мозга на протяжении 4-го позвонка уничтожает рефлекс с ноги на руку.

В рефлексе с руки на ногу главную часть пути представляет нисходящая (от головы к хвостцу) ветвь, и в таком же направлении идет по спинному мозгу произвольнодвигательный путь; в рефлексе с ноги на руку главная ветвь восходящая и совпа-

дает по направлению с чувственным путем. Оттого и были выбраны для сравнения такие пары. Для первой из них опыт дал если не совпадение путей, то по крайней мере параллельность их хода, и именно — что всего важнее — одинаковую способность путей огибать поранения спинного мозга. Относительно же 2-й пары сопоставление показало в сущности не расхождение путей, а, может быть, только бо́льшую распространенность или разветвленность их по толще спинного мозга для чувственного пути, сравнительно с восходящей ветвью рефлекторного *. Для выяснения последнего пункта к двум приведенным опытам над 2-й парой был прибавлен третий. Нормальной лягушке вырезывается задняя половина спинного мозга на протяжении 4-го позвонка и здесь же перерезывается та или другая четверть из оставшейся передней половины спинного мозга, например, правая. Теперь раздражение кислотой правой задней лапки продолжает давать отраженное через головной мозг движение рук (хотя передача через оставшуюся левую переднюю четверть сильно затруднена); а с левой задней лапки головного рефлекса не получается. Другими словами, у лягушки чувственный путь от кожи ноги идет не только по своей половине спинного мозга, — как это вытекает из опытов раздвоения последнего вдоль, — но и перекрестно по противоположной; а восходящая ветвь рефлекторного пути (как показывают приведенные в сопоставлении опыты) идет исключительно по своей половине тела. Значит, дело, действительно, не в расхождении путей нашей 2-й пары, а в большем обилии ветвей на стороне чувственного.

Распределение путей между серым и белым веществом

Теперь посмотрим, как распределены пути между серым и белым веществом спинного мозга. Способно ли каждое из последних проводить возбуждения независимо друг от друга

* Намек на то, что кожа связана с центрами головного мозга разнообразнее, чем с центрами спинного, заключается еще в том, что при одинаковой способности тех и других центров реагировать на болезненные влияния с кожи, головные реагируют на тактильные возбуждения гораздо сильнее спинномозговых.

или они участвуют в этих актах всегда вместе? — Какие случаи соответствуют изолированному и какие совместному проведению?

Выше мы видели, что концы всех спинномозговых нервов лежат в сером веществе; значит, участие последнего в устройстве всех вообще спинномозговых путей, именно при самом их начале — вслед за входом сигнальных волокон в мозг, и при конце — перед выходом двигательных из мозга, представляется с анатомической стороны неизбежным. Но оно доказывается также физиологическим опытом, именно кумуляцией эффектов действия слабых индукционных ударов, когда они приложены или к сигнальным нервам (нормального или обезглавленного животного), или прямо к вынутой из позвоночника спинномозговой оси лягушки (см. выше § 12). Каково бы ни было устройство путей, пробегаемых возбуждением в том и другом случае, но мы знаем, что суммирование слабых ударов происходит только в нервных центрах (не на путях между ними); следовательно, кроме начала и конца спинномозговых путей, оно могло бы иметь место только еще в пунктах передачи возбуждений с сигнальной части снарядов на двигательную, — но опять-таки в сфере серого вещества, потому что передаточные центры в свою очередь лежат в сером веществе *.

* Еще поразительнее сказывается участие серого вещества в следующей форме опыта. Лягушка обезглавливается без вскрытия позвоночника тотчас под затылочной костью черепа; затем перевязывается в тазу брюшная аорта и отпрепаровывается с одной стороны седалищный нерв для раздражения в центростремительном направлении. Туловище лягушки захватывается в руку экспериментатора таким образом, чтобы оставались свободными обе передние конечности и не тронутая задняя; и нерв тетанизируется токами средней силы. В первые мгновения происходят движения во всех 3-х конечностях; затем наступает более или менее длинный период покоя; а за сим развивается ползучее тетаническое сокращение в направлении от ног к голове, переходящее в столбняк туловища и конечностей. Последование столбняка за периодом покоя и самый его вид, исключая всякую мысль, что явление может зависеть от униполярного действия токов или прямо от ветвления их на туловище, не может быть объяснено иначе, как заряжением центров энергией

Во всех подобных случаях серое вещество участвует в путях лежащими в нем нервными центрами; но наш вопрос идет дальше: — не обладает ли оно также способностью проводить возбуждения по длине спинного мозга и притом независимо от его связей с белым веществом? Для решения вопроса в такой форме были бы нужны опыты полного разрушения белых столбов (с сохранением в целости серых) на более или менее значительных протяжениях по оси спинного мозга; но, за невозможностью сделать это, разрушение производилось на ограниченном протяжении (Шифф). При этом получалось значительное ослабление чувствительности и произвольных движений в частях тела ниже разреза; но передача соответственных импульсов через узкий перешеек нетронутого серого вещества всетаки не уничтожалась. Отсюда, конечно, еще не следует, чтобы возбуждения могли передаваться исключительно по серому веществу на значительные протяжения; но наблюдение имеет тем не менее большую ценность, давая ключ к объяснению всех приведенных выше случаев поранений спинного мозга (перерезки боковых, передних и задних половин), когда возбуждению приходится обходить пораненное место. Для всех таких случаев наблюдение Шиффа дает возможность установить с очень большою вероятностью следующее общее положение: *везде, где наблюдение, при поранениях спинного мозга, указывает на существование прямых и окольных путей для возбуждения, в устройстве последних принимает участие серое вещество.*

Роль белого вещества выяснена в общем несравненно более, потому что оно и по положению и по сравнительной про-

---

в период покоя, — приведением их в состояние, подобное тому, в каком они находятся при отравлении стрихнином. В этом смысле опыт доказывает влияние раздражения на серое вещество по всей длине спинного мозга и представляет большую важность. К сожалению, он принадлежит к разряду редко удающихся — я его наблюдал в приведенной форме лишь на свежих весенних лягушках (esculenta). Поэтому и привожу его не в тексте, а в сноске, в виде примечания.

стоте устройства (из элементов) доступнее и для опытов и для всяких вообще наблюдений; но зато и частных вопросов касательно этой роли несравненно больше. Мы разберем в отдельности следующие пункты: a) общее значение белого вещества в проведении возбуждений; b) различение случаев, когда возбуждение распространяется в спинном мозгу исключительно по белому веществу и когда по белому вместе с серым и c) распределение путей между различными столбами белого вещества.

a) Поперечная перерезка белых столбов, даже частичная, на какой бы высоте по оси спинного мозга она ни производилась, всегда влечет за собою на животных явственное ослабление (у теплокровных преходящие параличи) чувствительности и произвольных движений; и то же самое следует сказать относительно некоторых рефлексов у лягушки (например, с ног на руки или обратно). Следовательно, *элементы белого вещества*, т. е. *пучки нервных волокон, входят главными звеньями в состав тех многосложных спинномозговых путей, по которым идут нормально чувственные и произвольнодвигательные импульсы, равно как некоторые из рефлексов.*

b) В некоторых немногих случаях *белое вещество служит по всей длине спинного мозга исключительным ложем для возбуждений*; и тогда путь представляется в виде пучка нервных волокон, тянущегося без всяких перерывов, без всяких сообщений с серым веществом, по всей длине спинного мозга. Признаки, по которым узнается такой ход пути, заключаются в следующем: боковые половинные перерезки спинного мозга на любой высоте по оси дают тогда неисчезающие параличи (движения или чувствования) или на стороне перерезки — тогда ход пути прямой, или на стороне противоположной — тогда ход пути перекрестный. Произвольнодвигательный путь по спинному мозгу у человека представляет пока единственный пример такого рода. В обширном учебнике физиологии, вышедшем под редакцией Л. Германна, Экгардт приводит два редких наблюдения (одно принадлежит В. Мюллеру, другое Вейссу) над человеком. В одном случае была

перерезана вся левая половина спинного мозга под 3-м спинным нервом, и разрез заходил несколько в правую половину мозга; а в другом наблюдении перерезка (с неопределенными в точности границами) лежала между черепом и первым позвонком. И там и здесь двигательный паралич наблюдался лишь на стороне разреза, тогда как чувствительность с этой стороны была изменена незначительно. В том же смысле могли быть истолковываемы, далее, все вообще случаи двигательных параличей в одной половине тела у человека при кровоизлияниях в головной мозг. Но окончательное решение вопроса составляет заслугу Флексига. Изучая историю развития нервных путей в спинном и головном мозгу человека, он нашел, что в белых столбах не все системы волокон развиваются единовременно, или по крайней мере волокна не во всех системах получают мозговую обкладку разом. Благодаря этому получилась возможность выделить из общей системы спинномозговых путей те пучки, которые входят в продолговатом мозгу в состав пирамид; и пучки эти оказались в каждой половине спинного мозга идущими исключительно по своей стороне, нарастающими в толщине по мере восхождения, притом без всяких перерывов серым веществом. Так как функция пирамид в проведении произвольнодвигательных импульсов была установлена давным-давно, то находка Флексига соответствовала решению вопроса о ходе тех же (произвольнодвигательных путей) по длине спинного мозга.

Повторяю, однако, что этот случай единственный. Все пути по длине спинного мозга у животных и чувственный у человека характеризуются, как мы видели выше, присутствием окольных сообщений — тем, что возбуждение способно обходить, при помощи серого вещества, половинные перерезки спинного мозга даже в случае, когда они сделаны в обеих половинах, лишь бы промежуток между разрезами был достаточно велик. В этих случаях волокна белых столбов, вероятно, перерываются по длине спинного мозга серым веществом, представляя, таким образом, звенья, тянущиеся непрерывно лишь на неболь-

ших сравнительно протяжениях по длине оси. Восходящая ветвь рефлекторного пути с ноги на руку у обезглавленной лягушки (см. выше) представляет, по моему мнению, резкий пример такого хода; потому что перерезкой боковой половины в сфере 4-го позвонка рефлекс уничтожается на стороне перерезки, а от вырезывания всей задней половины в том же месте он уничтожается с обеих конечностей.

c) Что касается, наконец, до распределения путей по столбам белого вещества, то для животных установлена, со времени исследования Людвига и Воротилова над боковыми столбами спинного мозга, следующая общая формула: *главные пути для чувственных импульсов лежат в задних столбах, для двигательных в передних, а в боковых лежат отделы тех и других*. У человека же, по Флексигу, произвольнодвигательный путь представлен по всей длине спинного мозга двумя отдельными пучками, из которых *меньший, не перекрещивающийся в пирамидах, восходит по передним столбам*, занимая лишь незначительную часть последних; а другой *пучок, больший и перекрещивающийся в пирамидах*, лежит *в боковых столбах*, и именно в задней их половине.

Целесообразность рефлексов

17. Покончив таким образом с обширным вопросом о передвижении возбуждений по спинному мозгу, я снова возвращусь к рефлексам на обезглавленном животном, и именно к зависимости явлений от места раздражения. Здесь, как сказано было выше, выступает на первый план та сторона отраженных движений, из-за которой их называют целесообразными. Нескольких примеров будет достаточно, чтобы выяснить общую картину относящихся сюда явлений.

Если обезглавленной лягушке щипнуть слегка лапку свободно висящей задней ноги, то животное отдергивает ее от раздражения, сгибая во всех сочленениях. Если та же лягушка сидит с поджатыми ногами, то щипок в окружности ani производит обыкновенно быстрое вытягивание обеих ног — отталкивание раздражителя. Если, наконец, вместо щипанья раздражать кожу какой-нибудь едкой жидкостью, например,

сильно подкисленной водою, то отраженные движения, оставаясь целесообразными, получают другой характер: теперь животное трет раздражаемое место о здоровое, производя целый ряд перемежающихся движений. Словом, всякое раздражение кожи у обезглавленного животного вызывает отраженное движение в таких группах мышц, которыми всего удобнее действовать с целью оттолкнуть раздражитель или, наоборот, устранить от его действия раздражаемую часть тела.

У разных животных в защитительных движениях участвуют разные части тела, начиная с головы и кончая хвостом; но повсюду главными орудиями защиты кожи являются наиболее подвижные части тела. — У лягушки такими орудиями служат почти исключительно конечности, и особенно задние ноги, так как задними лапками обеих ног она способна прикасаться едва ли не ко всем точкам своей кожи. На этом основании внешний распорядок отраженных движений у лягушки, в зависимости от места раздражения, имеет вообще следующий вид *.

1) Раздражение всякой точки кожи выше уровня рук и ног вызывает поднятие тех и других в направлении к раздражаемой точке.

2) Раздражение на уровнях между передними и задними конечностями вызывает опускание рук и поднятие ног в направлении к раздражаемой точке.

3) Раздражение кожи на руках или ногах ведет к сближению их — опускает руки и поднимает ноги навстречу друг другу.

4) Раздражение точек вне сагиттальной плоскости тела дает сокращения преимущественно в мышцах соответствующей стороны.

5) Если же оно падает на точки в сагиттальной плоскости, то возбуждаются одинаково сильно симметричные группы мышц с обеих сторон.

* Это же обстоятельство заставляет думать, что рефлекторная связь всех вообще точек кожи с мышцами подвижных членов, каковы конечности, развита сильнее, чем такая же связь между кожей конечностей и мышцами мало подвижных частей, каково туловище.

Кроме того, защитительные движения отличаются еще следующими особенностями. Будучи спокойными и плавными при слабых раздражениях, они становятся порывистыми при более сильных и принимают даже тетанический характер. Если же раздражение кожи длящееся, например, едкой жидкостью, то движения становятся сверх того перерывистыми, в виде перемежающегося сокращения антагонистических групп, т. е. получается тот самый род явлений, который сопровождает у всех животных зуд в коже, выражаясь перерывистым чесанием или трением зудящего места. По мере того как длящееся раздражение усиливается, ритм таких движений ускоряется, но они, повидимому, никогда не сливаются друг с другом в сплошной длящийся тетанус.

Таким образом, во всяком спинномозговом рефлексе, насколько он целесообразен, можно различить следующие главные особенности.

a) Обезглавленное животное как будто обладает способностью распознавать различные точки на поверхности своей кожи.

b) Сокращения отдельных мышц всегда сочетаны в группы одновременного и ряды последовательного действия.

c) Длящемуся раздражению соответствуют периодические сокращения антагонистических мышечных групп (сгибателей и разгибателей, приводящих и отводящих мышц и пр.).

d) Усилению раздражения соответствует ускорение сокращения всех мышц в отдельности и ускорение ритма перемежающихся движений.

Время для объяснения всех этих фактов еще не настало, тем не менее в интересе будущего развития вопроса я постараюсь наметить для каждого из них те пункты, которые кажутся мне наиболее достойными внимания.

По уменью узнавать место раздражения на коже обезглавленная лягушка едва ли отличается от нормальной; поэтому в физиологической литературе по сие время держится мысль, высказанная впервые Пфлюгером, что в основании целесооб-

разности рефлексов лежит род сознания (бессознательного чувствования). Если под этим разуметь не больше, как раздельность согласованных между собою половин рефлекторного снаряда, сигнальной и двигательной, несмотря на то, что они действуют всегда вместе (но всегда последовательно друг за другом!), и приурочить спинномозговое сознание к деятельности сигнальной части, то мысль Пфлюгера оказывается теперь, с успехами знаний, даже более правдоподобной, чем в то время, когда она была им высказана.

В пятидесятых годах в пользу такого мнения можно было приводить лишь единичные случаи рефлексов, где целесообразность двигательной реакции с виду заходила за пределы установленного ранее закона распространения рефлексов, как будто обезглавленное животное способно делать выбор между движениями. В настоящее же время, помимо таких фактов (которые, впрочем, некоторыми исследователями оспариваются), в пользу мысли Пфлюгера мы имеем: ряд указаний, что сигнальные волокна, действительно, оканчиваются в спинном мозгу в самостоятельные центры, и ряд указаний на то, что у низших позвоночных (по крайней мере у лягушек и птиц) акты чувствования возможны по удалении полушарий, куда, как известно, локализируют акты сознания. Смотря на дело таким образом, уменье обезглавленного животного узнавать различные точки своей кожи можно, я полагаю, уподобить уменью птицы, с отнятыми полушариями, ориентироваться в движениях между окружающими ее предметами. В области зрения у низших позвоночных центральная станция бессознательного чувствования лежит в средних частях головного мозга; а для болевых ощущений такой станцией служит, может быть, спинной мозг. Подобно тому, наконец, как по учению Лотце на кожных ощущениях у человека лежит сознаваемая печать их местного происхождения, так у низших форм подобная же печать может быть приписана деятельности спинномозговых сигнальных центров, раз существование таковых признается. Но, конечно, по отношению к рефлексам дело не в одних сигнальных

знаках, а также в согласовании их с движениями. Этою же стороною наш снаряд, очевидно, соответствует любому целесообразно устроенному приспособлению в машинах.

Координацию мышечных сокращений в целесообразные движения лучше всего разобрать на примере. Если у человека чешется, например, шея с правой стороны и в эту минуту правая его рука свободно висит вниз, то вызванная зудом двигательная реакция в последней, будучи разложена на отдельные слагающие движения, будет состоять из следующего ряда: сильного сгибания руки в локте; значительно меньшего поднятия согнутой конечности в плече до уровня места раздражения (для ручной кисти); очень незначительного приведения всей руки (или сгибания кисти) внутрь; и, наконец, перерывистых движений чесания в одних пальцах или в них вместе с поднимателями и опускателями руки в плече. Первые три слагаемые происходят с виду одновременно; и если бы это было так, то быстрота соответственных движений была бы очень различна, находясь в обратном отношении с величинами экскурсий. Но возможно, что слагаемые и начинают и кончают свою деятельность, при равной быстроте сокращений, неодновременно. В пользу первой возможности говорит то обстоятельство, что человек очень часто, наметив себе какую-нибудь цель, производит безотчетно одним членом быстрые, а другим — медленные движения (хотя вообще человек может ускорять и замедлять движения намеренно). Так, если при опущенной вниз правой руке и согнутой в локте левой поставить себе задачей свести указательные пальцы обеих рук прямо перед собою на уровне согнутого левого предплечия, то кисти обеих рук достигают сагиттальной плоскости тела одновременно, несмотря на то, что правой приходится сделать несравненно бо́льшую экскурсию, чем левой. С другой стороны, из опытов Сиротинина (в Лейпцигской лаборатории) известно, что быстрые одиночные уколы в спинной мозг лягушки дают неодновременно начинающиеся сокращения в различных мышцах. Как бы то ни было, но в координированных движениях, — будут ли они

произвольного или рефлекторного происхождения, все равно, — деятельности слагаемых столь тесно сливаются друг с другом во времени и пространстве, что результирующее движение кажется всегда плавным, более или менее равномерным и в то же время происходящим (для свободного конца руки или ноги) по кратчайшему пути между начальною и конечною точкою перемещения, т. е. *происходящим, при данной скорости, в наикратчайший срок, с наименьшей затратой энергии.* Другими словами, координация движений, уже на самых низших ступенях своего развития, являет тот характер, который обозначают в заученных движениях словом *сноровка.* В развитии последних руководящую роль играет, как известно, чувствование; но замешивается ли нечто подобное и в координацию отраженных движений, неизвестно.

Для объяснения последнего пункта в картине целесообразных рефлексов, именно, каким образом, при непрерывном раздражении кожи, отраженные движения становятся перерывистыми и перемежающимися между антагонистическими группами, не существует в настоящее время даже попыток. Дело в том, что искусственным раздражением кожных нервов на обезглавленных под продолговатым мозгом лягушках, вызвать перерывистые движения не удается; а наиболее действительной в этом отношении формой раздражения, именно химическим раздражением кожи, управлять невозможно оттого, что кожа сильно страдает от таких раздражителей. Ввиду этого было бы, может быть, уместно заменить химическое раздражение кожи электрическим, перерезав предварительно передние корешки раздражаемого члена. Затем, при разработке вопроса следовало бы принять во внимание следующие два пункта: свойство спинномозговых центров суммировать толчки, о котором речь была уже выше, и доказанную Роллеттом разницу в степени возбудимости двух главных антагонистических двигательных групп в конечностях, именно сгибателей и разгибателей. Возможно, что оба эти пункта играют роль в ритмике и перемежке движений; но говорить об этом будет удоб-

нее в следующей за сим главе о локомоции, при описании функций продолговатого мозга, где мы будем располагать более разнообразным материалом для объяснения периодичности и перемежки движений.

НЕРВНЫЕ СНАРЯДЫ ХОДЬБЫ

Minimum локомоторного действия

18. Локомоция животных, как всякое передвижение тел в пространстве, определяется в каждый данный момент направлением и скоростью перемещения. Для сухопутного позвоночного наипростейшая форма локомоции соответствует случаю, когда оно передвигается по совершенно ровной горизонтальной местности в направлении продольной оси своего тела головой вперед. При таких условиях передвижение совершается с машинообразной правильностью и с наименьшей затратой энергии. Это есть настоящий minimum локомоторного действия. Во всех других случаях в передвижение замешивается деятельность придаточных снарядов, видоизменяющих или направление, или скорость перемещения. Из совокупной деятельности придатков первого рода слагается тот ряд в высшей степени разнообразных явлений, который можно назвать вообще уменьем животного приспособляться в своих движениях к местности; а во вторую, не менее разнообразную категорию относятся все случаи видоизменения скоростей, включая сюда перемены аллюров, остановку движений и пусканье локомоторного снаряда в ход из различных исходных положений тела в покое, именно лежанья, сиденья и стояния.

Соответственно этому, изучение должно, очевидно, начинаться с определения тех частей центральной нервной системы, которые способны давать minimum локомоторного действия.

Такая цель достигается на лягушках, птицах и кролике * полными поперечными перерезками головного мозга в направлении спереди назад до тех пор, пока у животного сохраняется способность стоять на ногах (такая способность по смыслу дела

* Начиная с собак, животные не выносят таких операций.

должна принадлежать к minimum'у локомоции) и производить общеизвестные периодические движения конечностями. На лягушке подобный предельный разрез соответствует видимой границе между мозжечком и зрительными буграми (lobi optici, также corpora ligemina), по линии *ef* [рис. 5]. Оправившись от операции, животное начинает ползать без всякой видимой причины, — *движения* называются поэтому *насильственными* или *вынужденными*, — а в воде способно плавать. Движение, однако, не непрерывно, временами оно прекращается (опять без видимой причины), и если в такой промежуток покоя слегка ущипнуть кожу в каком ни на есть месте, ползанье начинается вновь. Всякий поперечный разрез продолговатого мозга кзади от *ef*, начиная от видимой задней границы мозжечка, по линии *gh*, прекращая продолжительное ползанье, не уничтожает, однако, следов локомоции: временами и теперь появляются сами собою отрывочные движения (отдельные локомоторные фазы) и тем вернее, чем ближе к *ef* по длине оси сделана перерезка. У кролика, по наблюдениям Вюльпиана, способность ходить (при сильных раздражениях с кожи) тоже сохраняется, когда мозг перерезан по задней границе четырехолмий. Если принять во внимание, что у лягушки, вследствие зачаточного развития мозжечка, Варолиев мост с виду отсутствует, то предельный разрез для обоих животных оказывается равнозначным:

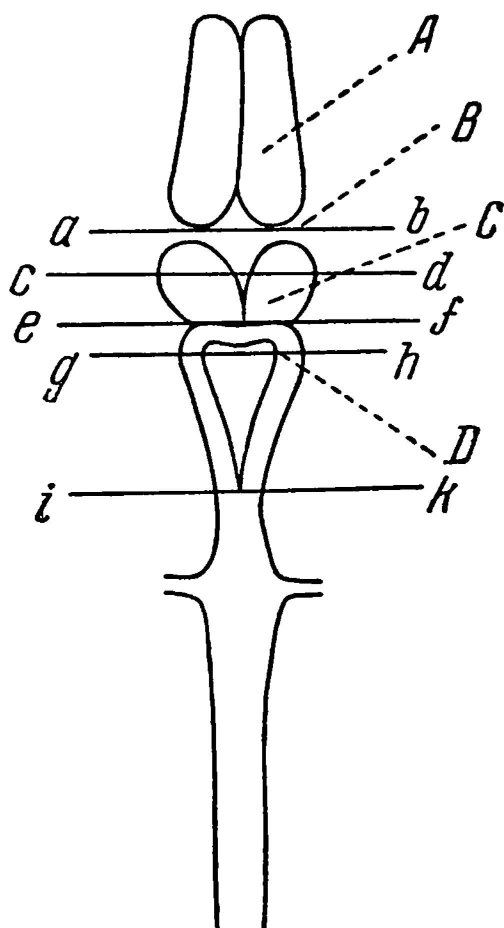


Рис. 5. Головной мозг лягушки.

А — полушария; *В* — зрительные чертоги; *С* — зрительные бугры, *D* — мозжечок

у лягушки и кролика в состав редуцированного снаряда, дающего minimum локомоторного действия, входят элементы Варолиева моста, мозжечка, продолговатого и спинного мозга.

Для более высоко организованных позвоночных вывод этот остается недоказанным, но едва ли можно сомневаться, что он должен быть распространен и на них, разве за исключением человека. Дело в том, что наш редуцированный снаряд и по составу из частей и по характеру производимых им явлений равнозначен редуцированному нервному аппарату дыхательных движений; а верхняя граница последнего лежит, как известно, у всех позвоночных, не исключая и человека, в продолговатом мозгу, в так называемых *дыхательных центрах*. И в ходьбе и в дыхании самою выдающейся чертою явлений служит, в самом деле, правильно периодическая деятельность мышц, и разница лишь в том, что в одном случае работают исключительно мышцы туловища, а в другом — почти исключительно мышцы конечностей, но во всяком случае мышцы одного и того же порядка.

Если смотреть на дело с такой точки зрения, то у лягушки участок головного мозга, прикрытый мозжечком (*efgh* на вышеприведенной фигуре), можно рассматривать как место расположения *локомоторных центров*. Ради краткости мы и будем обозначать таким образом это характерное место; а теперь посмотрим, какой ряд явлений дает наш локомоторный minimum, и затем разберем, какое участие принимают в его устройстве и деятельности все перечисленные выше составные части, начиная от спинного мозга.

Из всех животных, которыми физиолог располагает для вивисекционных целей, лягушка лучше всех других выносит операции над нервными центрами; поэтому и в нашем случае остающийся после операции ряд явлений на лягушке полнее, чем на теплокровных животных. Она, как было уже замечено выше, способна ползать и плавать, т. е. приспособлять движения к среде, в которой они происходят; кроме того, локомоторные центры ее способны приходить в деятельность не только под влиянием явных раздражений с периферии, но и без всякой видимой причины, как будто автоматически. Но это еще не все. Будучи приведена искусственно в ненормальное по-

ложение, лягушка способна выходить из него и принимать свойственные ей нормальные позы покоя; так, будучи положена на спину, она способна перевертываться вокруг продольной оси тела спиною вверх. Нельзя даже утверждать с положительностью, что она вовсе лишена способности поворачивать тело в плоскости перемещения (вправо или влево), хотя явно не умеет оценивать препятствий на пути и обходить их при помощи таких поворотов осмысленно: встретив, например, на пути своих насильственных движений какую-нибудь преграду, она упирается в нее головой и продолжает работать бесцельно всеми конечностями; если же поворачивается, то, повидимому, случайно, когда во время такой бесполезной работы ось тела случайно изменит направление. Как бы то ни было, но из приведенного перечня видно, что на лягушке практический локомоторный minimum дает несколько больше, чем наш теоретический, вмещая в себе зачатки приспособлений локомоции к среде, в которой происходит движение.

УЧАСТИЕ СПИННОГО МОЗГА В ЛОКОМОЦИИ

19. Так как локомоция, рефлексы и акты сознательного чувствования возбуждаются из одних и тех же точек кожи, то на периферии пути от кожи для всех трех случаев тождественны. Но продолжается ли их совпадение и далее? Выше (§ 16), когда сравнивались между собою рефлекторные и чувственные пути у лягушки, были указаны средства различать их ход в спинном мозгу друг от друга; поэтому в настоящем случае вопрос сводится к тому, совпадает ли экситолокомоторный путь (на основании тех же реакций) с путем рефлекторным или с чувственным. Ответ из опытов получается такого рода: *экситолокомоторный путь совпадает с чувственным, если у животного сохранен участок головного мозга, в котором лежат локомоторные центры.*

Доказывается это следующим образом: у лягушки, обезглавленной по верхушке 4-го желудочка, боковая половинная

перерезка спинного мозга в сфере 4-го позвонка или вырезывание всей задней половины на протяжении того же позвонка уничтожает рефлексы с ноги на руку; и то же самое повторяется на животном, у которого оставлена в связи со спинным мозгом вся нижняя половина продолговатого мозга. Но если обезглавление произведено по границе между мозжечком и зрительными буграми, то рефлексы с ноги на руку от упомянутых поранений спинного мозга не уничтожаются, как это имеет место у нормального животного. Стало быть у лягушки *в участке головного мозга, где лежат локомоторные центры, сходятся пути от всех точек кожи и должны кончаться здесь в центры, потому что возбуждение переходит с центростремительных путей на двигательные.*

Если же принять во внимание сравнительно малую протяженность этого участка по длине мозговой оси и то, что спинномозговые концы тех же самых путей занимают всю длину спинного мозга, т. е. несравненно большее протяжение, то становится сразу понятным, что *в верхних долях продолговатого мозга и в мозжечке должно происходить слияние спинномозговых путей*. Как это происходит, мы не знаем, но верно одно: — от спинномозговых концов каждого сигнального волокна пути не могут восходить по длине спинного мозга в виде отдельных волокон, тянущихся непрерывно до продолговатого мозга. Если бы это было так, то площади белого вещества на поперечных разрезах спинного мозга должны были бы постепенно возрастать от ног к голове и достигать maximum'а в шейной части спинного мозга; а этого, как наблюдал впервые Фолькманн, нет: у лягушки площади эти под верхушкой 4-го желудочка и в сфере 4-го позвонка, т. е. между плечевым и поясничным утолщениями спинного мозга, отличаются друг от друга крайне незначительно. Всего проще было бы предположить, что в спинном мозгу концы сигнальных волокон связаны между собой (интрацентрально) в группы, и дальнейший ход к голове идет уже от групп, а не от отдельных волокон. Другими словами, десяткам волокон, входящих в группы, соответствовали бы

единичные волокна за пределами групп. При таком воззрении слиянию путей соответствовало бы собирание большего числа центров, разбросанных по длине спинного мозга, в меньшее число таковых, скученное в верхних долях продолговатого мозга и в мозжечке. При этом невольно приходят на мысль *пучки Голля*, утолщающиеся в спинном мозгу по мере их восхождения и переходящие в продолговатом мозгу в тонкие канатики (fun. gracil.), равно как *мозжечковые пучки*, тянущиеся по длине боковых столбов; но возможно ли привести их в связь с только что высказанными предположениями, составляет вопрос будущего.

Все приведенные соображения относительно хода нервных путей от кожи к локомоторным центрам приложимы mutatis mutandis и к двигательным путям, отсюда к мышцам тела. В акте ходьбы, в рефлексах и произвольных движениях участвуют одни и те же мышцы и одни и те же основные сочетания последних в группы (сгибателей и разгибателей, аддукторов и абдукторов и пр.); стало быть соответственные центральные образования в спинном мозгу для всех трех случаев общие. Далее, в состав всякой мышцы входит на периферии очень большое число нервных волокон, с соответствующим числом клеток в спинном мозгу; а действует мышца всегда разом; следовательно, и здесь от группы интрацентрально связанных и всегда многочисленных элементов путь к продолговатому мозгу может быть представлен единичными волокнами. Словом, и здесь, как в предыдущем случае, разбросанное по всей длине спинного мозга собрано в локомоторных центрах на малом пространстве. Если принять, наконец, во внимание, что у животных, как у человека, акт ходьбы до такой степени подчинен воле, что различить произвольную локомоцию от непроизвольной (в то время, как она совершается!) нет никакой возможности, то совпадение спинномозговой части локомоторных и произвольнодвигательных путей становится логической необходимостью.

В основе этих соображений, помимо приведенных аналогий, лежат следующие прямые опыты.

У лягушки раздражение спинного мозга с поперечных разрезов поваренной солью не вызывает обыкновенно никаких движений или только слабые фибриллярные сокращения в соседстве раздражаемого места; и объясняется это тем, что такое раздражение, действуя поверхностно, не проникая вглубь, возбуждает лишь очень тонкие слои спинного мозга, а также тем, что с чувствующих нервов, не исключая и задних корешков, поваренная соль почти не вызывает отраженных движений. Но если то же самое раздражение прикладывать к поперечным разрезам продолговатого мозга, в верхней его части или к разрезу между мозжечком и зрительными буграми, то картина получается совсем иная. — В первом случае раздражение вызывает обыкновенно тотчас же тетанические сокращения в мышцах туловища и конечностей; а во втором — сначала усиленную локомоцию, а потом тетанусы. Допустить, что рефлексы в туловище и конечностях происходят с чувствующих нервов продолговатого мозга совсем иначе, чем с соответственных нервов спинного, было бы очень странно; поэтому из опытов вытекают несомненно лишь следующие факты: в спинном мозгу действие раздражителя на тонкий слой вещества остается без эффекта; а в верхних частях продолговатого получаются из тонкого слоя двигательные эффекты в мышцах туловища и всех конечностей. В чем бы ни заключалась такая разница между слоями спинного и продолговатого мозга (об этом речь будет у нас ниже), верно одно — *из последних есть пути ко всем мышцам костного скелета*. Так доказывается скученность центральных образований в области локомоторных центров, сравнительно с рассеянностью соответственных элементов по длине спинного мозга.

Следы локомоторного действия в спинном мозгу

Если бы в спинном мозгу лежали только центростремительные пути от кожи к локомоторным центрам и двигательные отсюда к спинномозговым центрам тех мышечных групп, которые участвуют в локомоции, то всю механику сочетания сгибателей, разгибателей, аддукторов и абдукто-

ров и пр. в системе локомоторных движений можно было бы отнести исключительно в продолговатый мозг (именно у лягушки). Но на деле такого строгого функционального разграничения между спинным мозгом и выше лежащими частями головного не замечается. Мне случалось видеть, хотя и крайне редко, что лягушка, обезглавленная по верхушке 4-го желудочка, будучи брошена с небольшой высоты на стол, делала один или даже два шага; а на обезглавленных птицах такие остатки локомоции выражены, повидимому, еще яснее. Кроме того, Спиро удавалось вызывать на обезглавленных лягушках слабым раздражением кожи не защитительные рефлексы, а настоящие локомоторные фазы, именно одновременно с сгибанием задней ноги во всех сочленениях поднятие накрест лежащей передней конечности к голове. Словом, на нервном снаряде локомоции повторяется то самое, что было замечено в сравнительно недавнее время на аппарате дыхательных движений П. Рокитанским, Шроффом, Лангендорфом и др., именно остатки в спинном мозгу тех самых координированных движений, которые нормально происходят не иначе, как через посредство продолговатого мозга. Возможно, что наблюдаемым обрывкам локомоции соответствует существование в спинном мозгу перекрестных связей между передними и задними конечностями и случайные условия возбудимости спинномозговых центров (действие стрихнина на обрывки локомоции не испробовано); или они зависят от того, что элементы продолговатого мозга, участвующие в координации локомоторных движений, иногда спускаются ниже уровня верхушки 4-го желудочка. — Опытов для решения этих вопросов еще нет.

Как бы то ни было, но все самые существенные стороны нормальной локомоции — *продолжительная* и правильно периодическая деятельность мышц, перемежки между отдельными локомоторными фазами *, равно как зачатки согласо-

* У лягушки при ползанье период для двух накрест лежащих конечностей, передней и задней, слагается из двух локомоторных фаз: одно-

вания движений с данными среды и исходными положениями тела, — лежат, по условиям их происхождения, не в спинном мозгу, а выше, в головном. — Здесь мы и будем их разыскивать. На лягушке все эти факты изучены наиболее полно, следовательно, она должна быть поставлена на первый план. Но у нее вследствие слабого развития мозжечка (и eo ipso Варолиева моста) условия происхождения явлений совмещены (почти?) исключительно в продолговатом мозгу; поэтому все, относящееся до мозжечка, будет взято нами из наблюдений над другими животными.

УЧАСТИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА В ЛОКОМОЦИИ

20. В общем виде предстоящие нам теперь задачи, очевидно, должны заключаться в том, чтобы отыскать в свойствах продолговатого мозга ключ к перечисленным выше особенностям локомоции. Но изучение локомоторных явлений на одном продолговатом мозгу, вне его связи со спинным мозгом, невозможно; поэтому исследование по необходимости должно быть сравнительным. — Мы должны сравнивать при возможно разнообразных условиях явления на животных с одним спинным мозгом и на таких, где локомоторные центры сохранены. Такое изучение тем более необходимо, что следы локомоции существуют, как мы видели, и на животных с отнятым продолговатым мозгом; с другой стороны—периодические движения, с перемежками между антагонистическими группами, могут происходить и при посредстве одного спинного мозга.

временного передвижения перекрестной пары сзади наперед и такого же перемещения ее в обратном направлении. При этом движения обеих пар согласованы таким образом, что в каждое данное мгновение пары всегда находятся в противоположных фазах. Отсюда уже понятно само собою, что для каждой конечности в отдельности локомоторным фазам соответствуют деятельности антагонистических мышечных групп.

Эффекты механического раздражения

Наиболее резкие разницы между элементами спинного и продолговатого мозга наблюдаются при прямом раздражении этих органов, и именно механическом и химическом.

Гейбель нашел у лягушки, на границе спинного и продолговатого мозга, именно около верхушки 4-го желудочка, место, дающее при легком надавливании булавочной головкой судорожные движения во многих мышцах тела, тогда как такое же раздражение в приложении к спинному мозгу оказывается недействительным.

Сиротинин наблюдал (в Лейпцигской лаборатории), что в то время, как одиночные уколы очень тонкою иглою по всей длине спинного мозга дают на мышцах одиночные сокращения, такие же уколы в области продолговатого мозга вызывают сокращения повторяющиеся. Более грубые поранения, например, поперечные разрезы, не оставляют за собою в спинном мозгу ничего, кроме изменений раздражительности и едва уловимых двигательных эффектов в виде мышечного тонуса; а такие же разрезы по продолговатому — влекут за собою насильственные движения, и тем вернее, чем ближе подходят разрезы к зрительным буграм. Но всего характернее выходят разницы при поранениях спинного и продолговатого мозга несимметричных (т. е. в одной из боковых половин), когда такие операции делаются на животных с целым головным мозгом. Подобные разрезы в шейной части спинного мозга над обоими утолщениями или в грудной части, в промежутке между последними (лишь бы разрез не падал на то или другое из утолщений!), не влекут за собою никаких изменений ни во взаимном положении туловища и конечностей, ни в характере локомоции; единственное, что при этом замечается — это некоторое затруднение или ослабление в передаче двигательных импульсов к конечностям пораненной стороны. В сфере же продолговатого мозга боковые перерезки влекут за собою резкие изменения в положении частей тела, именно наклоны головы и изгибы позвоночника (Экгардт), вследствие чего

локомоция дает перемещение тела уже не в направлении его продольной оси, а по кривой линии, так называемые *насильственные манежные движения* (о других формах речь будет ниже). Такие извращения локомоции наблюдаются, впрочем, и при полных перерезках головного мозга между мозжечком и зрительными буграми, если плоскость разреза не совершенно перпендикулярна к оси мозга. Они получаются даже в том случае, если наблюдатель намеренно старается сделать означенный разрез правильно; другими словами, для происхождения манежных движений у лягушки достаточно самой незначительной несимметричности поранения в обеих половинах мозга.

Составить себе по таким данным какое-либо представление об устройстве центральной части нашего снаряда, конечно, невозможно, — такие задачи для физиолога вообще преждевременны; — но в смысле средства установить ясные отличительные признаки для элементов, входящих в состав снаряда, приведенные опыты представляют большую практическую важность. Стоит лишь принять, что поранения центральных частей оставляют по себе не только разрушение частей, но и источник непрерывного тонического возбуждения с поверхности раны и из ее окружности, как тотчас же является возможность сделать из опытов следующие три вывода:

1. На прямое раздражение элементы продолговатого мозга отвечают иначе, чем элементы спинного.

2. Извращением в положении частей и характере локомоции, при поранениях продолговатого мозга, соответствуют частные разрушения центральной механики локомоции.

3. Источником же насильственных движений служат возбуждения из фокусов поранения.

Во всяком же случае, *эффекты несимметричного поранения составляют характерный отличительный признак для центральных частей локомоторного снаряда* — признак, которым мы впоследствии еще воспользуемся.

Эффекты прямого химического раздражения

Вторую группу фактов дает прямое химическое раздражение спинного и продолговатого мозга с поперечных разрезов. Выше, когда речь шла о собирательном значении центров продолговатого мозга в отношении центров спинного, было уже сказано, что в таком виде раздражение (в противоположность электрическому току), действуя на тонкие слои вещества, не дает на спинном мозгу почти никаких двигательных эффектов, а с разрезов продолговатого мозга вызывает или тетанусы в туловище и конечностях, или усиленную локомоцию (смотря по высоте разреза). Там же было замечено далее, что разница не может зависеть от различия в свойствах чувствующих нервных волокон, родящихся из спинного и продолговатого мозга, по отношению к одному и тому же химическому раздражителю. Но вопрос, на какие же собственно элементы тонких слоев действует химическое раздражение и в том и в другом случае, оставлен был в стороне. Теперь я постараюсь дать на него ответ.

На поверхностях разрезов и в тонких слоях под ними раздражение, кроме чувствующих волокон, может падать: на одноэтажные с чувствующими двигательные волокна; на поперечные разрезы двигательных путей, спускающихся от головного мозга по спинному вниз, и, наконец, на клеточные элементы. Возбуждение двигательных волокон одноэтажных с чувствующими не может иметь для нашего случая значения, потому что оно способно дать сокращения лишь в мышцах раздражаемого пояса, а у нас возбуждения из продолговатого мозга распространяются по длине спинного мозга на туловище и конечности. Значит, эффекты могут зависеть только от возбуждения общих двигательных путей мышц скелета, или от действия раздражителей на клеточные элементы, или от того и другого вместе. Если бы пирамидальные пути у лягушки устроены были таким же образом, как у человека (по Флексигу), т. е. тянулись по всей длине продолговатого и спинного мозга в форме непрерывных волокон, то разниц

в эффектах химического раздражения того и другого органа с разрезов не могло бы существовать подобно тому, как их не существует в двигательных эффектах раздражения седалищного нерва, когда оно прикладывается к разным точкам по его длине *. Следовательно, допустить участие в наших явлениях возбуждения общих двигательных путей можно для продолговатого мозга лишь условно — насколько они отличаются по устройству от продолжения их в спинном мозгу, или насколько схема пирамидальных путей Флексига не приложима к лягушке. В пользу же действия раздражения на центральные элементы, и именно на части локомоторного снаряда, говорит следующее. У лягушки в поперечном разрезе, тотчас позади зрительных бугров, соответствующем на высших позвоночных разрезу по верхней границе Варолиева моста, наверно, собраны все двигательные пути к мышцам костного скелета; а между тем раздражение его поваренною солью дает обыкновенно не сплошной разгибательный столбняк тела, а усиленную локомоцию с тетаническим характером отдельных фаз, иногда даже род локомоторной каталепсии — животное как будто застывает на ходу в той или другой фазе локомоции.

Значит, в явлениях химического раздражения продолговатого мозга с разрезов, наверно, играет главную роль та же специфическая возбудимость центральных элементов, которая проявляется и в отношениях этого органа к механическим влияниям, а на теплокровных — еще к действию крови.

Во всяком же случае мы имеем с практической стороны в действии поваренной соли с разрезов новый проверочный прием для распознавания центральных частей локомоторного аппарата.

---

* Разница между спинным и продолговатым мозгом сглаживается лишь для случая тетанизации их с разрезов или по оси индукционными токами, когда раздражение действует по длине органов, не на поверхностные слои. В таких случаях и там и здесь, наверно, возбуждаются общие двигательные пути, потому что тетанус распространяется на все мышцы разом, с явным перевесом разгибателей. Оттого в вопросе о собирании спинномозговых путей в продолговатом мозгу — было мною придано такое важное значение толщине возбуждаемого слоя.

Возбуждение с сигнальных нервов

Третью и последнюю группу фактов составляют опыты возбуждения спинного и продолговатого мозга с периферии, именно с сигнальных нервов *. Здесь, как при изучении явлений возбуждения нерва, оказалось возможным и в высшей степени важным сравнить двигательные эффекты с гальваническими — то, что получается при раздражении сигнальных нервов на мышцах, с тем, что происходит при тех же условиях в продолговатом или спинном мозгу и выражается здесь известными гальваническими эффектами. На этом основании прежде всего я опишу способ наблюдать гальванические явления на спинномозговой оси; я потом приведу сравнительную картину их на спинном и продолговатом мозгу при покое органов.

Гальванические явления на спинномозговой оси при покое

На продолговатом мозгу гальванические явления имеют вообще несравненно более подвижный характер, чем на нервных стволах; поэтому здесь в отношении гальванометра требуются в усиленной степени все те приспособления, которые делают из него возможно тонкого показателя слабых, летучих и изменчивых по направлению эффектов. Соответственно этому, в гальванометре (обычной Видеманновской формы с большим числом оборотов и приспособлением для астазирования), которым я пользовался, сравнительно тяжелое магнитное кольцо было заменено очень легким кольцеобразным магнитом, с ничтожным просветом между ним и поверхностью успокоителя; а зеркальцем служило высеребренное покрывательное стеклышко (из употребляемых при микроскопических работах). В остальном метод наблюдений не отличался от употребляющегося при нервах. Вынутый из позвоночника спинной мозг или продолговатый (с частью спинного) помещался,

* Соответственные сравнительные опыты возбуждения с кожи покуда невозможны, потому что получающиеся при этом явления крайне сложны и протекают очень бурно, а у нас нет еще средств ни разлагать сложные движения на составные моменты, ни фиксировать последние.

как нерв, во влажной камере на неполяризующиеся концы гальванометра, и покоющийся ток отводился или от двух точек продольной поверхности, или (что чаще) от продольной поверхности и поперечного разреза. В том и другом случае покоющийся ток держался во все время опыта компенсированным.

Столько же важно для удачи опытов возможно осторожное приготовление животных препаратов, т. е. вскрытие позвоночно-черепной полости по всей длине и вынимание из нее спинного мозга вместе с головным вплоть до отрезанных полушарий. Если наблюдение имеет производиться над продолговатым мозгом, то по вынутии препарата из полости делается *тотчас же* ножницами свежий поперечный разрез между зрительными буграми и мозжечком, и препарат *тотчас же* накладывается на электроды поперечным разрезом и продольной поверхностью продолговатого мозга *; затем задняя половина спинного отрезывается. В опытах же над спинным мозгом отводимый к гальванометру поперечный разрез делался по верхушке 4-го желудочка.

На спинном мозгу явления имеют в сущности тот же характер, что на нервных стволах, только падение покоющегося тока идет несравненно быстрее. Но на продолговатом мозгу картина получается совсем иная. Здесь вначале тоже замечается обыкновенно очень быстрое падение покоющегося тока; но затем рядом с ним начинают появляться самопроизвольно развивающиеся отрицательные колебания (покоющегося тока), тем более сильные и частые, чем удачнее препарат. При этом легко убедиться, что источник колебаний лежит в верхней половине продолговатого мозга, что колебания передаются отсюда в спинной мозг и что в основе их, как в нервном стволе, лежат возбуждения, с тою лишь разницею, что в мозгу они раз-

---

* Перестригание вынутого из полости мозга, в случае удачной препаровки, сопровождается сокращением в мышцах таза, верхнюю половину которого нужно всегда оставлять в связи с позвоночником, ради удобства вынимания оси.

виваются самопроизвольно. Стоит в самом деле отрезать переднюю половину продолговатого мозга, и препарат уже не дает спонтанных колебаний. Передача же их в спинной мозг доказывается тем, что при целости всего продолговатого мозга, они наблюдаются и на спинном, когда к гальванометру отведен последний поперечным разрезом и продольной поверхностью. Наконец, связь явлений с возбуждениями вытекает из следующего: если препарат, отведенный к гальванометру продолговатым мозгом, оставить с противоположного конца в связи с тазом и тазовыми мышцами, то легко убедиться, что всякому сильному самопроизвольному колебанию тока соответствует видимое глазом сокращение тазовых мышц.

На основании этих данных едва ли может подлежать сомнению, что в описанных явлениях спонтанных колебаний тока мы имеем дело с гальваническим выражением видоизмененных остатков тех самых внутренних процессов в продолговатом мозгу, которые дают на животных с перерезкой мозга позади зрительных бугров насильственную локомоцию. К сожалению, нельзя знать, насколько эти остатки видоизменены против нормы, или, точнее, против условия, когда отделенный от вышележащих частей продолговатый мозг остается в своем естественном вместилище; поэтому проводить аналогию за пределы сказанного невозможно.

Суммирование толчков в локомоцию

Переходя теперь к явлениям возбуждения органов с сигнальных нервов, я опишу прежде всего и отдельно от прочего факт суммирования слабых толчков в локомоторное движение, так как соответственное явление на спинном мозгу известно нам из прежнего (§ 12). В наиболее чистой форме опыт этот делается следующим образом.

Лягушке с перевязанной брюшной аортой и отпрепарованным с одной стороны по всей длине (и перерезанным в подколенной впадине) седалищным нервом ампутируется как можно выше нога соответствующей стороны и перерезывается головной мозг не позади зрительных бугров, а тотчас за полушариями.

После такой перерезки животное, оправившись от операции, остается в спокойном сидячем положении неопределенно долгое время, иногда часы, и выносит неподвижно, не требуя прикрепления, все манипуляции, необходимые для приложения электрического раздражения к отпрепарованному нерву. На таком свободно сидящем животном отдельные слабые удары по нерву не дают никакого эффекта, а ряд их всегда вызывает скачок. На животных же с одним спинным мозгом суммирование выражается, как мы знаем, координированным движением в той или другой конечности. Значит: *локомоторные центры не только обладают способностью суммировать слабые толчки, но оказываются вместе с тем более возбудимыми, чем спинномозговые центры, когда раздражение с периферии действует на те и другие одновременно.*

Эффекты тетанизации сигнальных нервов

Для опытов с более сильным раздражением сигнальных нервов, именно в виде тетанизации индукционными ударами, оставлять лягушек неприкрепленными нельзя; поэтому они в обоих сравниваемых между собою случаях должны быть укрепляемы на один и тот же лад. Так как притом на обезглавленных животных рефлексы с седалищного нерва происходят легче всего на мышцы передних конечностей, то наблюдение в обоих случаях должно производиться над последними. Следует, наконец, заранее иметь в виду, что сильное раздражение не может давать чисто локомоторных явлений, — последние неизбежно должны осложняться спинномозговыми рефлексами. С такими оговорками, я приведу в виде двух параллельных рядов эффекты продолжительной тетанизации седалищного нерва на лягушках с одним спинным мозгом и с отрезанными полушариями, присоединив к ним для большей наглядности, в виде третьего ряда, эффекты такой же тетанизации на двигательном нерве с мышцей. Слабое раздражение соответствует силам тока, только что начинающим давать двигательные эффекты; сильное — таким, которые с бродящего нерва останавливают на лягушке биения сердца; а раз-

дражение средней силы лежит между ними. Для всех сил раздражения, длящегося непрерывно в течение 1—2 минут, приведены эффекты в начале, середине и конце действия, т. е. когда раздражение прервано.

		Спинной мозг	Спинной мозг+продолговатый	Двигательный нерв + мышца
Слабое раздражение	Начало	Летучее движение (опускание рук)	Летучее движение	Летучий тетанус
	Середина	Покой	Покой	Покой
	Конец	Покой	Покой	Покой
Среднее раздражение	Начало	Продолжительный тетанус (опускание и поднимание рук)	Продолжительное перерывистое движение	Сильный тетанус
	Середина	Покой	Покой	Ослабленный тетанус
	Конец	Движение рук	Продолжительное перерывистое движение	Покой
Сильное раздражение	Начало	Едва заметное движение	Едва заметное движение	Очень сильный тетанус
	Середина	Покой	Покой	Ослабленный тетанус
	Конец	Тетаническое движение	Продолжительное перерывистое движение	Покой

В первых двух рядах эффекты тетанизации одинаковы, за одним лишь исключением: спинномозговые рефлексы носят характер тонический, а движения, отраженные через продолговатый мозг, — перерывистый. В сравнении же с третьим рядом разницы между эффектами огромные. Тетанизация двигательного нерва в течение 1—2 минут может дать лишь более

или менее значительное ослабление тетануса, но никак не довести его до полного исчезания, и перерыву раздражения здесь всегда соответствует успокоение; а в отраженных явлениях за движениями наступает не ослабление их, а действительный покой, настоящее расслабление мышц, и перерыв раздражения вызывает здесь тотчас же или через 1—2 сек. движение почти столь же сильное, как начальное. Кроме того, тетанусы с двигательного нерва, по мере усиления токов (в названных пределах), усиливаются; а отраженные движения (особенно через продолговатый мозг) сначала усиливаются, потом ослабевают. Наконец, период покоя в спинномозговых и локомоторных рефлексах характеризуется еще сильным упадком возбудимости рефлексов с кожи: во время такого покоя, при продолжающейся сильной тетанизации, можно отстригать ножницами пальцы ног и рук, не вызывая этим никаких реакций. Но лишь только тетанизация прервана и вторичные движения появились, возбудимость рефлексов с кожи восстановляется до нормы или даже усиливается. Такова сумма фактов, подлежащих объяснению.

Ключ к явлениям первых двух рядов лежит в гальванических эффектах возбуждаемого с периферии продолговатого мозга, и именно в эффектах, даваемых тоже тетанизацией сигнальных нервов.

Гальванические явления на центрах при возбуждении

Для этих опытов спинномозговая ось препаруется в связи с обоими седалищными нервами (для чего нижняя часть позвоночника должна быть оставлена в связи с верхней половиной таза); свежий поперечный разрез накладывается попрежнему позади зрительных бугров; покоющийся ток отводится от этого разреза и продольной поверхности продолговатого мозга; а раздражение прикладывается или к одному из седалищных нервов, или к обоим вместе. С началом раздражения выжидают, пока не разовьются самопроизвольные отрицательные колебания; определяют их число в течение 1 мин. и подвергают нервы тетанизации токами средней силы в течение 2—3 мин.

При этом на гальванометре получается картина явлений в виде отрицательных колебаний тока, т. е. возбуждений внутри продолговатого мозга, совершенно параллельная той, которую дают в виде движений животные с целыми локомоторными центрами, при тетанизации сигнальных нервов (явления в нашем 2-м ряду).

Вслед за раздражением появляется очень сильное отрицательное колебание тока; но стрелка не останавливается на maximum'е отклонения, а возвращается назад и почти достигает своего предшествующего положения. Этому соответствует в вышеприведенном 2-м ряду начальная фаза движений. Затем на гальванометре, показывавшем перед раздражением обыкновенно 10—15 самопроизвольных колебаний в минуту, наступает при непрерывно продолжающейся тетанизации покой в течение 2—3 мин., изредка прерываемый за все время одним или двумя еле заметными отрицательными колебаниями. Это фаза двигательного покоя во 2-м ряду. Наконец, вслед за перерывом тетанизации, тотчас же или спустя короткое время, начинается *учащенное против нормы* развитие самопроизвольных отрицательных колебаний. Это третья и последняя фаза вторичных движений во 2-м ряду.

Если бы мы стали разбирать эффекты тетанизации сигнальных нервов на лягушках с отнятыми полушариями, без посредства только что приведенных гальванометрических наблюдений, то могли бы объяснить сравнительно быстрое наступление мышечного покоя, при продолжающемся раздражении, только значительной истощаемостью нервных центров; а причину развития вторичных движений, вслед за прекращением раздражения, пришлось бы искать в быстром восстановлении энергии в тех же центрах. Теперь же о подобных объяснениях и речи быть не может: вынутый из своего вместилища продолговатый мозг находится в состоянии умирания; следовательно, раз энергия его центров истощена раздражением, о восстановлении ее путем отдыха и говорить нечего. Учащенное против нормы развитие отрицательных колебаний или возбуждающих

импульсов, вслед за перерывом раздражения, показывает, наоборот, что в течение предшествовавшего двигательного покоя элементы продолговатого мозга были заряжены энергией, и только превращение ее в живую силу было чем-то задержано, воспрепятствовано. Другими словами, из наших опытов вытекает

для центров продолговатого мозга, возбуждаемых с периферии, особое состояние угнетенной деятельности, с виду похожее на переутомление, но не имеющее с ним ничего общего, так как центры остаются при этом заряженными энергией.

Если допустить теперь, что это состояние, подобно утомлению в мышцах, развивается в центрах с самого начала тетанизации и, усиливаясь постепенно, приводит центры в недеятельное состояние, тогда вся картина двигательных эффектов в нашем 2-м ряду объясняется вполне удовлетворительно.

Для дальнейшей характеристики этого любопытного состояния нервных центров я приведу новый ряд опытных данных, из которого вытекает:

a) что при продолжающемся раздражении за периодом угнетения может следовать новая фаза движений;

b) что угнетение не стоит в связи с работою центров, выражающеюся двигательными эффектами;

c) что, будучи свойственно также спинномозговым центрам, оно выражается здесь невозбудимостью их на прямое раздражение; и, наконец,

d) что нечто подобное этому состоянию существует (по наблюдениям Крисса и Введенского) и в мышцах или в концах двигательных нервов.

a) Лягушка, с отрезанными полушариями, перевязанной брюшной аортой и отпрепарованным по всей длине седалищным нервом с одной стороны, берется в руку головой вниз, так чтобы нетронутая задняя нога оставалась свободной, и нерв тетанизируется токами средней силы несколько долее, чем в предшествующих опытах. При этом на свежих бодрых лягушках нередко удается наблюдать, вслед за успокоением

начальных движений, наступление новых. Развиваясь медленно, мало-помалу, они вскоре переходят в постепенно учащающийся периодический ряд сгибаний и разгибаний ноги во всех сочленениях, а эти, сливаясь друг с другом, переходят в разгибательный тетанус. При этом промежуточный период покоя попрежнему характеризуется невозбудимостью рефлексов с кожи. Правда, явления эти непостоянны; но в данном случае (именно в виду капризности явлений на нервных центрах вообще) неудачи понятны и не могут ослабить показаний хотя бы редких удачных опытов.

b) На лягушках с отнятыми полушариями раздражение седалищного нерва (со свободного конца) поваренной солью очень часто не вызывает ни малейших движений; а между тем, продолжаясь минуты 3—4, оно ведет к очень сильному угнетению рефлексов с кожи. Стоит, однако, отрезать, в таком состоянии животного, раздражаемый кусок нерва, как тотчас же является сильное движение (иногда с криком), и возбудимость рефлексов с кожи (на щипок) не только восстановляется, но оказывается даже повышенной. Другую половину опытов составляет химическое раздражение (поваренной солью) седалищных нервов на препаратах продолговатого мозга, отведенных к гальванометру. Здесь вскоре за началом раздражения наступает успокоение самопроизвольных отрицательных колебаний; а отстригание раздражаемого куска нерва, подобно перерыву тетанизации, вызывает учащенный ряд таковых.

c) На вынутой из своего вместилища спинномозговой оси, когда она отведена к гальванометру продолговатым мозгом, раздражение спинного мозга отдельными индукционными ударами (они должны быть прикладываемы в промежуток покоя между самопроизвольными колебаниями тока) вызывает каждый раз одиночное отрицательное колебание. Если же токи прикладывать в то время, когда тетанизацией седалищного нерва самопроизвольные колебания в продолговатом мозгу подавлены, то раздражение оказывается недействительным; и это продолжается некоторое время и по прекращении тетанизации

седалищных нервов, когда в продолговатом мозгу уже развились учащенные колебания тока. Опыт этот особенно важен в том отношении, что без него угнетенную возбудимость рефлексов с кожи во время тетанизации седалищных нервов можно было бы производить от изменений в коже или от сосудодвигательных эффектов в центрах; теперь же легко убедиться, что причина лежит в самых центрах. Опыт дает, в самом деле, в невозбудимости спинного мозга на прямое раздражение совершенно достаточную причину для угнетения кожных рефлексов; с другой стороны, повторение того же опыта на обескровленных животных дает возможность решить, участвуют ли в явлении сосудодвигательные изменения или нет. Такие опыты были сделаны и дали отрицательный ответ, показав, что ослабление возбудимости может развиваться и проходить на спинномозговой оси, лишенной притока крови.

d) Упомянутое выше наблюдение Крисса и Введенского, которым доказывается для мышцы состояние, сходное с описываемым нами для центров, заключается в следующем. Если мышца тетанизируется с нерва токами средней силы в течение некоторого времени, то тетанус начинает, как известно, постепенно ослабевать. Прежде думали, что это есть явление постепенно развивающегося утомления, т. е. признак постепенного истощения запаса энергии, с вытекающим отсюда упадком возбудимости. Если бы это было, однако, так, то повысить падающий тетанус можно было бы только усилением раздражения; а между тем, по наблюдениям обоих исследователей, он может быть повышен также быстрым понижением силы раздражающего тока. По опытам Введенского, причина явления не может лежать в нерве, так как возбудимость последнего во время тетанизации не изменяется; значит, она лежит или в мышечной ткани, или в концах двигательного нерва. Объяснения явлению усиления тетануса с ослаблением раздражения еще нет, но оно уже с виду похоже на развитие вторичных движений вслед за прекращением раздражения в наших опытах тетанизации сигнальных нервов. Сходство еще более усили-

вается, если в последних (особенно на животных с отнятыми полушариями) заменить перерывы тетанизации быстрым ослаблением ее: при этом тотчас же получаются очень сильные отраженные движения. Аналогия эта прежде всего важна как намек, что в состав нервно-мышечного снаряда входят части, относящиеся к тетанизации наподобие нервных центров; но затем из нее непосредственно вытекает, что в основе вторичных движений, при перерыве тетанизации сигнальных нервов, лежит ослабленный остаток возбуждения в нервных центрах, переживающий внешнее раздражение. Такова сумма всех известных доселе опытных данных, касательно искусственного возбуждения локомоторных движений на нашем редуцированном снаряде.

Признаки чувствования на продолговатом мозгу

Теперь следовало бы говорить по порядку, в какой мере присущи продолговатому мозгу признаки чувствования и каким образом согласованы с последним движения. Но эта сторона явлений на лягушке с перерезкой позади зрительных бугров совсем не разработана; немногое, что известно в этом направлении на более высокоорганизованных животных, относится скорее к функциям мозжечка и будет сообщено в своем месте. Здесь же я принужден ограничиться лишь несколькими общими замечаниями.

Судя по тому, что лягушка с перерезкой мозга позади зрительных бугров умеет ползать и плавать, она как будто способна различать условия среды, в которой происходит движение. Но, конечно, эта способность должна быть вроде той, которою обладает то же животное, обезглавленное под продолговатым мозгом, в деле уменья отличать друг от друга различные точки кожи и направлять к ним защитительные движения рук и ног (§ 17).

Судя по тому, что лягушка с одним спинным мозгом выносит покойно лежачее положение на спине, а с перерезкой головного мозга позади зрительных бугров она такого положения не выносит и перевертывается спиною вверх, естественно

думать, что продолговатый мозг дает возможность ощущать ненормальность некоторых положений тела. — Тем более, что у лягушек, с целым головным мозгом, по наблюдениям Броун-Секара, подтвержденным многими другими наблюдателями, можно вызвать односторонним неглубоким поранением продолговатого мозга в верхней четверти насильственные движения в форме катания животного вокруг продольной оси тела, т. е. движения, в состав которых входит, между прочим, и перевертывание тела из лежачего положения на спине в нормальное положение спиною вверх.

Отрывки эти во всяком случае показывают, что в продолговатом мозгу с мозжечком у лягушки есть уже зачатки тех приспособлений, при посредстве которых нормальное животное сознает положение частей своего тела и умеет согласовать движения с вытекающими отсюда чувственными показаниями.

В дополнение к этим данным считаю уместным привести одно наблюдение, сделанное мною в недавнее время. Если нормальной лягушке перерезать все задние корешки спинного мозга, то в локомоции по горизонтальной плоскости, без препятствий, мне удавалось подметить следующие две особенности: импульсы к ходьбе становятся вообще реже, чем у нормального животного, но зато движения делаются более энергичными или, по крайней мере, более отрывистыми, сохраняя при этом периодический характер. С другой стороны, при посредстве оставшейся чувствительности в голове, та же лягушка оценивает препятствия к движению правильно и усиливается обойти их помощью тех же двигательных реакций, как нормальное животное. — Так, под стеклянным колпаком она становится на задние ноги, упираясь в стенку лапками рук. Из этих противоречий читатель уже видит, с какими трудностями связан на лягушке вопрос об участии чувствования в сложных координированных движениях.

Собрав, таким образом, все фактические данные касательно локомоторной деятельности продолговатого мозга, отделенного от вышележащих частей головного, я обращаюсь к вопросу,

насколько возможно объяснить при их посредстве явления насильственной локомоции, именно ее автоматический характер, правильную периодичность движений и перемежку между деятельностями антагонистических мышечных групп. С этой целью я воспользуюсь уже имеющимися в науке готовыми схемами для случая, подобного нашему, именно для объяснения автоматичности, ритмики и перемежки дыхательных движений.

Автоматия локомоции

21. В схеме Розенталя кажущаяся автоматичность сведена на тоническое возбуждение дыхательных центров из двух источников: прямое— через кровь и посредственное из легкого — через волокна бродящего нерва. Ритмику движений Розенталь объясняет гипотетическим существованием препятствий к возбуждению дыхательных центров и считает, кроме того, группу вдыхателей легче возбудимой, чем антагонистическую группу выдыхателей, так как при совершенно покойном дыхании работает только первая, а выдыхание совершается пассивно. В нашем случае, именно, если иметь в виду периодическую деятельность при ходьбе каждой из конечностей в отдельности, есть налицо все элементы Розенталевского объяснения. Существование прямого тонического возбуждения локомоторных центров с поверхности раны и зависимость от него насильственных движений не может подлежать сомнению, потому что искусственное химическое раздражение той же поверхности усиливает локомоцию, а такое раздражение нельзя представлять себе иначе, как действующим тонически. Вместо гипотетических препятствий схемы Розенталя у нас есть доказанное опытом свойство локомоторных центров суммировать слабые в отдельности толчки, т. е. заряжаться энергией и отдавать скопленные заряды сразу в виде координированных движений. Наконец, вероятной разнице в степени возбудимости вдыхателей и выдыхателей соответствует в нашем случае такая же разница между сгибателями и разгибателями, доказанная прямым опытом (по крайней мере для задних ног). Однако, несмотря на все это, объяснить при помощи перечисленных данных правильную

локомоторную перемежку между сгибателями и разгибателями ног невозможно. — Если принять в самом деле, что, при длящемся раздражении неизменной силы, сгибатели, как более возбудимые, требуют для заряжания, например, единицу времени, а разгибатели — единицу с дробью, то, какова бы ни была величина дроби, сгибание и разгибание члена не могут следовать друг за другом в равные промежутки времени: — они станут то расходиться, то сближаться между собою и периодически мешать друг другу. В наших же насильственных движениях, когда они происходят сами собою, без искусственных возбуждений, перемежка между сгибаниями и разгибаниями членов правильная, притом они следуют друг за другом без всяких ощутимых пауз. Поэтому сводить автоматическую деятельность нашего редуцированного снаряда — насколько она правильна! — исключительно на прямое возбуждение центров, без регуляции с периферии, еще труднее, чем правильный автоматизм дыхательных движений.

В схеме Геринга дыхательный ритм и перемежка объясняются четырьмя противоположными влияниями на центры из легкого. — Растяжение последнего во время вдыхания действует через бродящий нерв угнетающим образом на деятельность вдыхателей и способствует возбуждению их антагонистов — выдыхателей. Спадение же легкого, угнетая выдыхание, способствует развитию вдыхания. Нет сомнения, что четырьмя соответственными влияниями на локомоторные центры из периодически сгибающейся и разгибающейся конечности можно было бы объяснить не только ритм и перемежку движений, но также любую продолжительность ходьбы. Однако время для перенесения мысли Геринга на наш случай далеко еще не настало. — При наших грубых способах возбуждать локомоторный снаряд с периферии (т. е. с сигнальных нервов), мы умеем пока тормозить преходящим образом деятельность сгибателей и разгибателей разом, а не порознь, и ничего не знаем, насколько совершающееся сгибание члена способствует возбуждению антагонистов-разгибателей

и наоборот. — Несомненно лишь одно: центральные части нашего редуцированного снаряда, вероятно, благодаря близости к ним места поранения, находятся вообще в таком неустойчивом равновесии, что раз машина тронулась, регуляция ее движений посредством слабых до неощутимости толчков делается для ума понятной. — Не могу не привести по этому поводу наблюдений, сделанных мною над продолговатым мозгом, отведенным к гальванометру, касательно его необычайной возбудимости. Штатив с электродами, на которых лежал мозговой препарат, находился всегда во влажной камере под стеклянным колпаком; для приводимых же теперь наблюдений он, кроме того, ставился на каучуковые трубки, чтобы предохранить мозг от сотрясений стола. В промежутки покоя между самопроизвольными отрицáтельными колебаниями тока я пробовал действовать на препарат звуками (через воздух) и нашел, что иногда бывает достаточно сильного крика, чтобы вызвать отрицательное колебание. С другой стороны, в более ранних наблюдениях, когда я изучал систематически влияние перерезок и раздражений спинномозговой оси с ее поперечных разрезов на рефлексы (см. ниже § 28), мне удавалось получать с разреза позади зрительных бугров угнетение рефлексов, прежде чем наступало движение. Значит, в устройстве центральной части нашего снаряда совмещены, повидимому, особенно благоприятные условия, как для произведения движений, так и для угнетения возбужденных центров.

Причина, почему несимметричность поранения способствует возбуждению насильственных движений, неизвестна.

ФУНКЦИЯ МОЗЖЕЧКА *

Связь мозжечка с спинномозговой осью

22. Мозжечок по своему строению, особенно у высших позвоночных, представляет очень сложный центральный орган, во мно-

* Не имея личной опытности в относящихся сюда вопросах, я могу представить здесь читателю лишь беспристрастный свод господствующих в настоящее время чужих мнений.

гом напоминающий мозговые полушария, если взять последние вместе с передними мозговыми узлами, т. е. зрительными чертогами и полосатыми телами. Как там, так и здесь серое вещество распределено сравнительно тонким и сплошным слоем по всей свободной поверхности, а в глубине оно заложено в виде отдельных гнезд или ядер. Оба органа парные, и симметричные боковые половины связаны спайками — в мозжечке спайку эту составляет средняя червеобразная доля. Такая внешняя аналогия усиливается тем обстоятельством, что по современным воззрениям оба органа связаны друг с другом, при посредстве так называемых проводящих путей, преимущественно эквивалентными частями: корковый слой мозжечка с корковым слоем полушарий и центральное ядро мозжечка с полосатым телом (и зрительными чертогами?). Связь первого рода ведут от поверхности мозжечка через средние ножки (crura cerebelli ad pontem) и Варолиев мост, где путь перерывается центральными образованиями; а ход из мозжечкового ядра ведут через передние ножки (crura cerebelli ad cerebrum). Если принять, сверх того, во внимание связи мозжечка со спинным и продолговатым мозгом, из коих несомненно доказан так называемый мозжечковый ход (прямой) в средних столбах спинного мозга и перекрестный путь от оливчатых тел к центральным ядрам *, то мозжечок, подобно гемисферам, можно считать связанным как с периферией тела, так и с центральными образованиями продолговатого мозга. Существуют, наконец, физиологические данные, заставляющие думать, что часть волокон слухового нерва, именно ramus vestibularis, стоит в связи с нашим органом.

Таким образом, на мозжечок, по его положению относительно ствольной части мозга, можно смотреть, как на ветвь,

* Экстирпация у новорожденного кролика одной половины мозжечка влечет за собой, по наблюдениям Гуддена: перерождение веревчатого тела и мозжечкового хода в спинном мозгу на своей стороне; атрофию оливы на противоположной и перерождение соответственной передней ножки.

отходящую от ствола через посредство задних мозжечковых ножек (crura cerebellum ad med. oblongatum) и снова сливающуюся с различными отделами ствола посредством средних и передних. Если бы течение возбуждений по главному руслу происходило только в одном направлении, например, от периферии тела к голове (или наоборот), или если бы пути из мозжечка через его ножки шли к органам, которых функции известны, то различение между путями, которыми возбуждения приносятся к центрам мозжечка и относятся от них, не представляло бы трудностей. Но на деле ни того ни другого нет: функции тех участков больших полушарий, с которыми связаны мозжечковые пути, неизвестны; значение мозжечкового пучка в спинном мозгу не выяснено; наконец, передвижение возбуждений внутри самого мозжечка, именно между корковым слоем и ядром, тоже неизвестно. Поэтому вопросы о передаче возбуждений из главного ствола в ветвь и из нее в ствол остаются в сущности открытыми. По этим же причинам мы не знаем, откуда и каким образом приводятся центры мозжечка в деятельность. Судя по многообразию его связей, можно лишь догадываться вообще, что участие его в центральных процессах должно быть значительным.

Опытов над мозжечком, по его сравнительной доступности оперативным влияниям, великое множество, но в них тем не менее существует два очень больших пробела. Наблюдений при условии, когда отделены от него разрезом все лежащие кпереди части головного мозга, начиная с четырехолмий, почти нет, потому что теплокровные очень трудно выносят эту операцию. — Такие опыты есть только на лягушке; но здесь мозжечок в зачаточном состоянии. Затем, опыты местного, т. е. химического, раздражения в приложении к мозжечку совсем отсутствуют, да и электрическое прикладывалось сравнительно мало, так что все выводы относительно функций мозжечка основаны, собственно, на опытах поранения и вырезывания различных частей этого органа, включая сюда полную экстирпацию его и перерезки ножек в отдельности.

Первый пробел ведет к тому, что деятельность мозжечка при наиболее простых условиях, и именно значение его для всех рефлексов продолговатого мозга вообще и, в частности, для нашего minimum'а локомоторного действия остается неизвестным. Отсутствие же опытов местного раздражения сказывается очень невыгодно по следующей причине. Всякое поранение или разрушение в области нервных центров влечет за собою неизбежно три эффекта: преходящее сильное возбуждение в момент поранения; остающееся затем (тоническое) возбуждение с поверхности раны или из ее окружности и, наконец, известное нарушение функции, соответственно значению разрушенной части. Эффекты первого рода распознаются вообще легко, но в оценке второго и третьего, которые даны всегда вместе, могут встречаться большие трудности, если на подмогу не является в виде проверки искусственное раздражение пораненной части. В нашем случае отсутствие таких проверок отражается, как увидим, очень тяжело на истолковании многих явлений.

После этих необходимых оговорок, я приведу сначала полный перечень явлений, наблюдавшихся на мозжечке, оставив в стороне все спорные подробности.

Эффекты поранений мозжечка

а) На птицах и кролике послойная экстирпация мозжечка до полного его удаления* не причиняет, при целости прочих частей головного мозга, настоящих параличей ни в сфере движений, ни в области чувствований, но расстраивает гармонию движений, и тем сильнее, чем больше разрушение.

Этот основной факт в физиологии мозжечка установлен Флураном и подтвержден всеми позднейшими исследователями — опытно на животных и при помощи патологических наблюдений на человеке. На людях известны случаи полного перерождения мозжечка, в которых способность ходить не была унич-

* Собаки не выносят операции полного удаления мозжечка, но частичные разрушения органа, приводимые в дальнейших пунктах, делались и на собаках.

тожена вполне — движения отличались только неверностью и шаткостью.

b) По опытам Ренци перерезка червеобразной доли спереди дает: падение животного на передние ноги с наклоном туловища кпереди во время ходьбы, вследствие чего животное легко перепрокидывается через голову. Перерезка той же доли сзади дает наклон туловища кзади с наклонностью к движению назад.

c) Односторонние разрушения мозжечка, равно как перерезки одной из задних или средних ножек, влекут за собою: конвульсии в глазах, падение животного на бок и насильственное катание вокруг продольной оси тела. В промежутки покоя между приступами насильственных движений замечается: разница в напряженности мышц конечностей обеих половин тела, поворот головы и шеи вокруг продольной оси, страбизм и нистагм глаз, связанный с поворотом одного глаза вверх, другого вниз (Флуран и многие другие).

d) Перерезка одной из передних ножек мозжечка дает вместо вращательных движений вокруг продольной оси круговые движения с боковым отклонением обоих глаз в сторону кружения и нистагмом (Бехтерев).

e) Приведенные эффекты полной экстирпации и частичных разрушений мозжечка имеют место и по удалении больших полушарий. Эта позднейшая прибавка Флурана к его основному положению в свою очередь подтверждена позднейшими исследователями.

Если при обсуждении этих явлений держаться строго в пределах опыта, то в основном положении Флурана, поставленном в голове всех прочих, под словами «расстройство движений» следует разуметь «расстройство локомоции», так как в опытах с удалением мозжечка наблюдения касались именно этой специальной формы движений. Поэтому на мозжечок следует смотреть прежде всего как на придаток локомоторного снаряда, от целости которого зависит не только правильность, но даже самая возможность локомоции. Отсюда,

конечно, не следует, чтобы этим исчерпывались все функции мозжечка — двойная связь его с большими полушариями (через передние и средние ножки) заставляет думать противное; — но эти функции мало известны и задачи наши заключаются в разъяснении лишь того, что дает опыт. Притом же на животных, по позднейшим наблюдениям Флурана (пункт е), эффекты удаления мозжечка остаются в сущности одни и те же как в присутствии больших полушарий, так и без них.

Но какую же роль играет мозжечок в иннервации локомоторных актов?

Роль мозжечка в локомоции

23. Ответа на этот вопрос всего естественнее было бы искать в приведенных выше эффектах поранения и частичного разрушения мозжечка, но всякая попытка в этом направлении поставила бы ответчика в безвыходное положение: к трудностям вопроса, насколько данный эффект зависит от насилий, причиняемых мозжечковым центрам или проводникам, в каждом частном случае присоединяются трудности другого рода, — составляет ли разбираемое явление продукт возбуждения или результат разрушения частей, т. е. устранения нормального влияния. Так, нистагм глаз из мозжечка можно было бы толковать и в смысле рефлекса на двигатели глазного яблока, локализируя при этом причину периодических колебаний в мозжечок, и в смысле устранения влияния, которым эти колебания нормально подавляются. — Факты Ренци (пункт b) можно было бы толковать как случаи приведения в действие приспособлений, посредством которых животное передвигается нормально по наклонной плоскости вверх и вниз, т. е. считать явления продуктом возбуждения; или же выводить их из расстройства локомоторной координации между передней и задней парой конечностей. Но это еще не все. — Вопрос о локомоторной функции мозжечка затемняется еще тем обстоятельством, что все эффекты разрушения мозжечка можно вызвать разрушениями из некоторых других органов, именно из полукружных слуховых каналов (найдено Флураном), частей продолго-

ватого мозга (найдено Шванном и Бехтеревым) и из стенок 3-го желудочка (Бехтерев). Бехтерев, занимавшийся в недавнее время сравнительным изучением явлений при разрушении названных трех органов, выражается так: «...При всех подобных опытах поразительным представляется в особенности то обстоятельство, что явления, следующие за повреждением или разрушением столь различных и удаленных друг от друга органов, отличаются таким сходством между собою, что для постороннего наблюдателя почти не представляется возможным определить по этим явлениям, произведено ли у данного животного повреждение оливчатых тел, или полукружных каналов, или, наконец, центрального серого вещества 3-го мозгового желудочка».

Мозжечок как орган равновесия тела

Несмотря на эти трудности, в истории нашего вопроса существует попытка определить физиологическое значение мозжечка точнее, чем это сделано Флураном. Почин в этом деле принадлежит Гольтцу. Изучая на лягушках отправления центральной нервной системы, он занимался, между прочим, вопросом, насколько животное при перерезках головного мозга на разных высотах сохраняет способность удерживать свое тело в равновесии при неблагоприятных для того условиях, — когда оно помещено, например, на наклонные или подвижные подставки. Убедившись, что присутствие полушарий не составляет для этого необходимости, он сделал вывод, что центр эквилибристики должен лежать позади полушарий и нашел его из дальнейших опытов в зрительных буграх. Выходя далее из мысли, что центр этот должен приводиться в деятельность не иначе, как сигналами с периферии, дающими знать о положении тела в каждое данное мгновение, и подтвердив эту мысль опытами снимания кожи с конечностей, он нашел далее, что из головных чувствующих нервов влияет на искусство эквилибрировать тело слуховой нерв. Перерезка его с обеих сторон в полости черепа, или экстирпация периферического конца, т. е. ушного лабиринта, не только уничтожает эквилибристику, но расстра-

ивает также движения: сделав под влиянием раздражения прыжок, такая лягушка падает часто навзничь и усилия ее принять нормальное положение ведут тогда к вращательным движениям вокруг продольной оси тела. Наблюдения эти, естественно, привели Гольтца к повторению опытов Флурана с разрушениями полукружных каналов на более высоко организованных животных, именно на птицах; и в результате получилась следующая гипотеза, согласованная им с известными уже в то время наблюдениями на человеке, что страдания внутреннего уха нередко сопровождаются симптомами головокружения, нарушающими верность локомоции или даже делающими ее невозможной.

Перепончатые полукружные каналы с наполняющею их жидкостью представляют род своеобразных водяных уровней *, расположенных в трех (почти) взаимно-перпендикулярных плоскостях и сигнализирующих в мозг, в виде определенных чувственных знаков, направление всякого совершающегося перемещения головы, равно как всякое устойчивое положение оной в данную минуту. У птиц сигналы эти передаются, вероятно, в мозжечок (а у лягушки в lobi optici), как центр, и вызывают через него целесообразно согласованные со знаками двигательные реакции (в смысле сохранения равновесия тела, как при покое, так и в движении): — прежде всего в мышцах, управляющих движениями головы, а затем в глазах, туловище и конечностях, насколько движения их согласованы с движениями головы. Пока показания из каналов нормальны, двигательные реакции, в смысле сохранения равновесия, остаются целесообразны; с извращением же первых извращаются и вторые. Разлад между ними, нарушая равновесие тела, ведет, по мнению Гольтца, к развитию чувства головокружения, и с этим является новый источник для расстройства движений,

* Образ этот я позволил себе вставить в гипотезу Гольтца вместо его собственного предположения на том основании, что, не изменяя сущности гипотезы, он делает основную мысль ее сразу понятной.

усиливающий безуспешность попыток животного восстановить потерянное равновесие.

Центральным пунктом гипотезы поставлено «нарушенное равновесие» по той причине, что Гольтцу удавалось на голубях, — месяцы спустя после операции, когда о раздражениях из раны и речи быть не может, — устранять двигательные припадки искусственной поддержкой всех членов тела в нормальном положении. Бурные же движения с насильственным характером вслед за операцией он ставит особо, признавая источниками их раздражение. Сигнальный снаряд полукружных каналов считается, далее, действующим совместно с другими показателями перемещений головы — глазами и мышечным чувством, сопровождающим деятельность мышц, управляющих движениями головы, — но действующим почему-то впереди всех прочих, так что расстройство его показаний не компенсируется деятельностью последних. Наконец, отнесение центра для влияний, идущих из полукружных каналов, в мозжечок выведено из того, что разрушения последнего дают сходный ряд явлений с эффектами разрушения каналов.

Говорить о возражениях против частностей этой гипотезы, поправках и добавлениях к ней, я не стану, потому что существенных улучшений в наши представления о значении мозжечка они не вносят. Для нас важно заметить лишь следующее.

Из опытов Флурана выходило только, что мозжечок есть придаток локомоторного снаряда, от которого не зависит прямо ни ритмика, ни перемежка движений; а опытами Гольтца эта косвенная роль несколько выяснена. При покое животного он участвует в нервно-мышечных актах, которыми поддерживается равновесие тела; а во время локомоции эта же самая роль его выражается согласованием движений с положениями тела, или, что то же, приспособлением движений к условиям местности. Но приписывать эту роль исключительно мозжечку мы не имеем никакого права, потому что при всех опытах над ним он оставался в связи или с продолговатым моз-

гом и Варолиевым мостом (в нашем редуцированном локомоторном снаряде), или с средними частями головного мозга (при удалении больших полушарий). *Мозжечок участвует в сказанных актах несомненно, но не один, а в связи с продолговатым мозгом, Варолиевым мостом и средними частями головного мозга.* Этот вывод неизбежен, если держаться в пределах опытов. Другими словами, центральные акты уравновешивания тела при различных условиях мы включаем в сферу действия локомоторного аппарата, со всеми его центральными приспособлениями, простирающимися от верхних отделов продолговатого мозга до больших полушарий, и смотрим на мозжечок, как на интегральную часть этого сложного снаряда.

Насколько это воззрение соответствует действительности, мы сейчас увидим ниже.

ФУНКЦИИ СРЕДНИХ ЧАСТЕЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

24. Части головного мозга лягушки кпереди от разреза по границе между мозжечком и зрительными буграми (lobi optici) или, что то же, кпереди от нашего редуцированного локомоторного снаряда до разреза между зрительными чертогами и большими полушариями, я назову общим именем *средних частей мозга*, или *средним мозговым поясом*. У позвоночных с более развитым мозгом в состав этого пояса входят: мозговые ножки (pedunculi cerebri), четырехолмие, зрительные чертоги и полосатые тела. Первые, вместе с продолговатым мозгом и Варолиевым мостом, составляют ствольную часть головного мозга, а мозговые узлы — придатки к ней, в том же в сущности смысле, в каком мозжечок составляет придаток мозгового ствола. Как самостоятельный отдел спинномозговой оси, средний пояс мозга должен вмещать в себе многообразные связи названных мозговых узлов между собою и со ствольною частью; а как соединительное звено между полушариями и задними частями головного мозга (т. е. продолговатым мозгом, мозжечком и Варолиевым мостом), он должен вмещать еще все пути между этими отделами, включая

сюда и те, которые идут к гемисферам от спинного мозга без перерыва, минуя, так сказать, центральные образования всех частей среднего и заднего мозгового пояса. Таковыми считаются, впрочем, только пирамидальные пути на человеке (по Флексигу), а существуют ли таковые у животных, неизвестно. Отсюда уже видно, что в состав мозговых ножек, как проводников, должно входить огромное количество межцентральных связей между разными отделами собственно головного мозга, и всего больше там, где прямая связь гемисфер с спинномозговыми центрами выражена слабо, именно на низших позвоночных.

Если к такой сложности и запутанности анатомических отношений присоединить еще трудную доступность частей среднего пояса ко всякого рода оперативным влияниям на теплокровных и слабую дифференцировку частей на лягушке, то становится понятным a priori, с какими трудностями связаны опыты в этой области мозга и особенно истолкование получаемых результатов в смысле приурочения их к той или другой части. Тем более, что здесь проверка эффектов поранения, перерезок и более или менее полной экстирпации частей путем электрического раздражения еще менее приложима, чем на мозжечке, а местное химическое раздражение почти вовсе не употреблялось на главном объекте опытов — теплокровных. Ввиду этого обстоятельства я считаю необходимым отступить от обычая прямо описывать функции частей среднего пояса в отдельности и установить сначала общее значение их для тела, т. е. результат совокупной деятельности всех частей разом. Средством для этого нам послужит сравнение известных из опытов рядов явлений над животными, когда из тела удалены одни гемисферы и гемисферы с средними частями мозга. Такое сравнение даст, путем исключения, так сказать, общую картину явлений для средних частей; и раз она установлена, частности ее уже могут быть пополнены и проверены существующими опытными данными касательно той или другой части в отдельности.

Так мы и поступим.

Сравнение животных с перерезками мозга по передней и задней границе среднего пояса

25. По перерезке головного мозга между мозжечком и четырехолмиями действующим снарядом является, помимо спинного мозга, с его нетронутою рефлекторною деятельностью, остаток локомоторного снаряда, представленный продолговатым мозгом, мозжечком и Варолиевым мостом. Насколько деятельность этого остатка ограничена, мы знаем уже из предыдущего, и резюмировать ее можно так: у животных, начиная от лягушки до кролика включительно, остаются вместе со способностью держаться на ногах и передвигаться некоторые зачатки приспособления движений к условиям среды и положений собственного тела, т. е. намеки на регуляцию движений кожным и мышечным чувством, но, конечно, без всякого участия в ней зрительных актов, потому что с удалением четырехолмий животные слепнут.

Совсем иную картину представляют те же животные* по удалении одних больших полушарий.

У лягушек не только сохраняется в полной неприкосновенности весь локомоторный снаряд со всеми его приспособлениями (также и с эквилибристикой тела), но не уничтожается даже спонтанный характер движений (Мажанди). В этих условиях лягушки несомненно видят и руководствуются в движениях зрительными показаниями, потому что умеют различать препятствия на пути и обходить их (Демулен и Мажанди, Вюльпиан и др.). Наконец, новейшие наблюдения Шрадера показали, что лягушки без гемисфер зарываются в ил и ловят мух, т. е. в них сохраняются: один из защитительных инстинктов, чувство голода, уменье различать предметы и сообразовать свои движения с движениями последних.

Птицы без гемисфер представляют почти то же самое. — Брошенные на воздух, они летают и, спускаясь на землю, явственно руководятся в движениях зрением, потому что соразмеряют их с расстоянием (Ренци). Просыпаясь по временам

* Операцию удаления полушарий собаки не выносят, поэтому и здесь наблюдения останавливаются на кроликах.

из сонливого состояния, сопровождающего операцию особенно резко вначале, курицы без полушарий бродят, не натыкаются на окружающие их предметы, клюют и роют ногами почву, т. е. производят те сложные движения, которыми характеризуется отыскивание пищи. Некоторые утверждают (Лонже и др.), что птицы без гемисфер слышат, но верно то, что слух уже не служит тогда руководством движений, потому что смысл звуков бывает для животного потерян.

На кроликах и морских свинках удаление гемисфер еще более суживает сферу произвола и осмысленных действий; но факт сохранения локомоции с признаками зрительного руководства, т. е. уменьем ориентироваться между предметами на ходу, установлен и здесь несомненным образом (Ренци, Христиани).

Итак, сравнение животных с перерезками мозга по передней и задней границе среднего пояса указывает на *присутствие в средних частях головного мозга тех придатков локомоторного снаряда, благодаря которым локомоция приобретает свойственную ей гибкость в отношении условий передвижения и кажущуюся осмысленность.*

В частности, этот вывод предполагает:

1) различение положений собственного тела, как при покое, так и движении, в отношении окружающих предметов, т. е. руководство кожным, мышечным и зрительным чувством;

2) уменье управлять движениями сообразно чувственным показаниям и, между прочим, умерять их (птицы при спуске на землю);

3) зачатки осмысленного чувствования (различение свободных промежутков между предметами, глазомерное определение их отстояний от собственного тела у птицы и узнавание мухи лягушкой).

Из того же сравнения вытекает далее, что гибкость локомоции по удалении полушарий сохраняется, повидимому, тем полнее, чем ниже стоит животное по развитию гемисфер. Но это зависит, может быть, и оттого, насколько легче переносит данное животное операцию удаления полушарий. В этом отношении

лягушка тоже стоит на первом месте; а у млекопитающих выносливость связана не только с местом животного в зоологическом ряду, но также с возрастом: молодые животные переносят операцию удаления полушарий вообще легче, чем зрелые.

26. Приступая теперь к описанию специальных опытов над средними частями мозга, я распределю их в четыре категории: в первую будут отнесены факты касательно границ распространения локомоторного снаряда вообще; во второй я перечислю все наблюдавшиеся характерные извращения локомоции; в третьей будет собрано все касающееся зрения; а в четвертую будут отнесены придатки дыхательного аппарата.

Границы локомоторного снаряда

Говоря об эффектах поранения и химического раздражения самых верхних отделов продолговатого мозга у лягушки, мы нашли в насильственных движениях двоякого рода, манежных и вращательных вокруг оси, равно как в усиленной локомоции с тетаническими припадками (при химическом раздражении), признаки, которыми эти части спинномозговой оси резко отличаются от спинного мозга, не дающего при соответственных условиях ничего подобного. Особенности эти всего естественнее было приурочить к элементам продолговатого мозга, входящим в состав локомоторного снаряда: и, таким образом, мы получили в них известный диагностический признак, которым во всяком случае следует воспользоваться при определении границ локомоторного снаряда. Прилагая в самом деле эти приемы к частям головного мозга, лежащим кпереди от продолговатого, мы получаем на лягушке следующее.

Поперечные перерезки гемисфер, как полные, так и половинные, равно как химическое раздражение их с разрезов, притом на любой высоте, не дают ни извращения локомоции, ни насильственных движений, ни тетанусов. Но как только задняя граница полушарий перейдена и насилия падают в среднюю область мозга, боковые перерезки на всех высотах дают извращение локомоции, обыкновенно в виде манежных движений, с более или менее ясно выраженным характером насиль-

ственности; а химическое раздражение с разрезов — тотчас же или вскоре за приложением оного — усиленную локомоцию с тетанусами чуть не во всех мышцах костного скелета. Свести эти явления на поранения или возбуждения произвольно-двигательных путей, идущих по средним частям мозга от гемисфер к продолговатому мозгу, без сильных натяжек невозможно, потому что возбуждение тех же путей из гемисфер и по длине спинного мозга не дает ничего подобного. Следовательно, и здесь, как в верхних отделах продолговатого мозга, истолковывать явления можно только в смысле нарушений целости локомоторного снаряда и искусственного возбуждения его частей.

У лягушки, по этим пробам, *локомоторный снаряд тянется по всей длине среднего мозгового пояса.*

На теплокровных химическое раздражение с разрезов не прикладывалось систематически, но перерезки мозговых ножек и узлов производились, можно сказать, на всех высотах среднего пояса от Варолиева моста до уровня полосатых тел; в общем результаты получались те же, что на лягушке. Односторонние поранения дают: насильственные движения, то в виде вращений вокруг продольной оси, то в виде манежных движений, а во время покоя — насильственные изменения в относительном положении членов тела. Кроме того, эффекты эти, как у лягушки, занимая все протяжение среднего пояса, не переходят на гемисферы. Важно, наконец, заметить, что явления наблюдаются не только на птицах и мелких млекопитающих, но и на собаке. Если, следовательно, признать за насильственными движениями придаваемый им диагностический смысл, то вышеприведенный для лягушки вывод следует распространить и на более высоко организованных позвоночных, до собаки включительно.

Двигательные эффекты поранения средних частей мозга

Но какими же собственно извращениями локомоции, помимо насильственных манежных и вращательных движений, сопровождаются поранения и разрушения средних частей мозга? И есть ли между ними такие, которые можно было бы специально отнести к среднему поясу мозга? Ответить на

первый вопрос очень легко, собрав воедино все, что наблюдалось со стороны нарушения равновесия, изменений в положении частей тела и извращения локомоции в опытах над средним мозгом. Но на второй вопрос ответить с уверенностью нельзя, и вот по какой причине. Эффекты поранений и разрушений в этой области описываются на словах таким образом, что все они, за *единственным исключением* кружений тела вокруг задних ног, как центра, оказываются сходными с эффектами поранений оливчатых тел и мозжечка. В какой мере они сходны в действительности, сказать нельзя, потому что механизм происхождения этих большею частью очень сложных явлений неизвестен. Привожу в доказательство сказанного полный перечень главных форм явлений, отбросив спорные подробности (касательно направления движений в ту или другую сторону и высот поранения).

В области зрительных бугров у лягушки лежат центры уравновешения тела (Гольтц).	Для других животных они лежат в мозжечке.
В задней половине той же области на лягушке полные поперечные перерезки дают иногда ходьбу назад (Штейнер).	Ходьба назад наблюдалась на птицах и млекопитающих при поранениях мозжечка (Демулен и Мажанди).
Полное разрушение зрительных чертогов, при удаленных полушариях, дает на птицах уничтожение способности стоять, ходить и летать, не производя настоящих двигательных параличей (Ренци).	Полное разрушение мозжечка, при удаленных полушариях, дает на птицах то же самое (Флуран).
Насильственный бег вперед наблюдался при удалении полосатых тел (Мажанди), при раздражении их хромовой кислотой (Нотнагель) и при поранении передней стенки 3-го желудочка (Бехтерев).	На лягушке подобные же явления вызывает, по моим наблюдениям, химическое раздражение среднего пояса на очень различных высотах.

Если присоединить сюда наичаще встречаемые формы явлений, описываемые под техническими именами манежных движе-

ний и вращений вокруг оси — явлений, которые получаются чуть не отовсюду, начиная с верхних отделов продолговатого мозга, — то в перечне двигательных эффектов поранения и разрушений средних частей мозга будет недоставать лишь упомянутых выше кружений, которые наблюдались и на лягушке (Экгардт) и на собаке (Бехтерев) при поранениях стенок 3-го желудочка. Однако сделать какой-либо вывод отсюда нельзя; да и на приведенных сходствах построить что-либо определенное невозможно *. Единственное, что можно сделать, это признать, что средства для подробного изучения среднего мозгового пояса еще не найдены, и повторить то, что было сказано в конце § 23 относительно мозжечка: — подобно тому, как существующие опыты не дают возможности сказать, как влияет на локомоцию мозжечок, вне его связи с средними частями мозга, так и относительно средних частей нельзя сделать из наличных опытов вывода, как они действуют вне связи их с мозжечком.

Бессознательное видение Третью категорию фактов, подлежащих нашему рассмотрению, составляют явления бессознательного (?) видения на лягушке, птицах, морской свинке и кролике. Эти факты представляют уже действительную принадлежность среднего пояса мозга, так как они связаны, если не исключительно, то преимущественно, с деятельностью

* Приняв, что приведенные нами сходства действительны, всего скорее можно было бы еще видеть в них основания для мысли о функциональном заместительстве между средними частями мозга и мозжечком в деле локомоции; но и такое предположение мало согласуется с подробностями фактов. Так, удаление зрительных чертогов и мозжечка порознь (Ренци и Флуран) оказываются как будто эквивалентными друг другу на животных с удаленными полушариями; а в присутствии последних разница между эффектами обеих операций огромная: удаление зрительных чертогов не производит, по опытам Нотнагеля, никаких расстройств в движении, а удаление мозжечка уничтожает локомоцию. Значит, с удалением полушарий, мозжечок не замещает зрительных чертогов *нисколько*, а в присутствии гемисфер замещает их *вполне*.

четыреxолмий. Видение я назвал бессознательным только потому, что оно проявляется в условиях, — именно в отсутствии больших полушарий, — когда все вообще чувствования принято обозначать термином «бессознательных». Но отсюда никак не следует, чтобы зрения без гемисфер было вовсе лишено осмысленности: — животное руководствуется его показаниями в передвижениях между окружающими предметами; значит тут есть уже оценка пространственных отношений.

У лягушки эквивалентом четырехолмий и местом рождения зрительных нервов служат полые изнутри зрительные бугры (lobi optici, corp. bigemina). По опытам Ренци срезывание верхней крышки бугров с одной стороны дает полный паралич зрения в глазу противоположной стороны; но где и как происходит передача зрительных влияний в двигательную область, неизвестно.

На животных, где четырехолмие дифференцировано на переднюю и заднюю пару и связанные с ними corpora geniculata, из серого вещества которых родятся волокна зрительного нерва, сведения наши о функции всего органа и его частей идут несколько дальше. По удалении всех частей головного мозга кпереди от четырехолмий у животных (от лягушки до кролика включительно) остаются следующие явления: возможность локомоции с признаками различения препятствий (Гольтц и Христиани), реакции зрачка на свет, защитительное смыкание век при сильном освещении и, наконец, движение глаз вслед за зажженной свечой. Рядом с этим электрическое раздражение четырехолмий и частей в ближайшей их окружности, до дна 3-го желудочка включительно, дает сокращение зрачков, движение в мышцах глазного яблока (Адамюк, Гензен и Фелькерс, Бехтерев) и аккомодативные движения (Гензен и Фелькерс). Однако установить смысл этих эффектов, равно как смысл замечаемых при тех же раздражениях движений в сфере туловища и конечностей, пока не удается. Разрушение, в присутствии гемисфер, передней пары четырехолмия ведет на собаках, повидимому, к полной слепоте; а разрушение одной поло-

вины этой пары, например, правой — к параличу правых половин сетчатки в обоих глазах (Бехтерев).

На основании всех этих данных можно было бы думать, что четырехолмие вмещает в себе все условия для регуляции локомоторных актов зрением, по крайней мере в ее бессознательной форме; но опыты (Ренци) над зрительными чертогами и соответственные патологические наблюдения на человеке дают повод думать, что и эти части играют некоторую роль в актах зрения. Экгардт приводит * наблюдение Джексона, в котором с перерождением задней половины правого thalami связан был при жизни паралич зрения в левых половинах поля зрения обоих глаз.

Придатки дыхательного аппарата

Подобно тому, как в деле локомоции средние части головного мозга дополняют деятельность нашего редуцированного снаряда, точно так же и в отношении дыхательных движений они составляют, вероятно, ряд придатков или приспособлений, совершенствующих деятельность дыхательных центров продолговатого мозга. П. Рокитанский наблюдал на молодых кроликах, что отделение Варолиева моста от продолговатого мозга значительно ослабляет дыхательную деятельность; а Христиани и Филене видели при механическом раздражении некоторых частей среднего мозга (в области 3-го желудочка, зрительных чертогов и четырехолмия) ускорение дыхательных движений и остановки оных. Сказать, впрочем, с уверенностью, какое значение имеют эти факты, нельзя: — ввиду того, что воля и чувство очень резко влияют на дыхание, можно думать, что в приведенных опытах все дело сводится на возбуждение путей, тянущихся по средним частям мозга от гемисфер к продолговатому, а не на раздражение специальных центральных придатков, тем более, что мы плохо знаем, насколько несовершенна дыхательная деятельность одного продолговатого

* В сборном учебнике физиологии, вышедшем под редакцией Германна.

мозга. Дело другого рода, если бы опыты над средними частями давали то, чего нельзя получить с одного продолговатого мозга; но в таком положении из всех гипотетических центральных придатков дыхательного снаряда находятся лишь центры голосового аппарата. У лягушки, по опытам Гольтца, подтвержденным и другими исследователями, центры эти лежат в области зрительных бугров, потому что с удалением последних рефлекторное кваканье лягушек скоро уничтожается. На кролике, по наблюдениям Вюльпиана, повторяется то же самое: после перерезки мозга по передней границе четырехолмий, животные реагируют на боль криками и крики имеют такой характер, как будто боль чувствуется *. Факты эти имеют очень большое значение ввиду того, что они переносят в бессознательную сферу такое проявление, которое мы привыкли связывать с условием сознания.

27. В заключение я опишу еще один ряд фактов, получаемых на лягушке преимущественно из средних частей головного мозга. Они вызываются прямым механическим, химическим и электрическим раздражениями этих частей и составляют особую группу явлений, обозначаемых разными именами. Являясь вслед за всяким сильным возбуждением центров вообще, как прямым так и с периферии (т. е. при раздражении нервов), они выражаются на всех без исключения животных полным упадком чувствительности и движений, от которого животные оправляются мало-помалу (при прочих равных условиях теплокровные медленнее, чем лягушка, и, повидимому, тем вообще медленнее, чем выше организация животного). Состояние это называют или просто эффектом потрясения (некоторые немцы употребляют очень неудачное слово «Schock»), или прострацией животного, относя причину его к центрам. Когда же явления вызываются раздражениями (центров) различных сте-

* Мне, при моих многочисленных опытах с перерезками и химическим раздражением средних частей мозга у лягушки, случалось наблюдать вслед за раздражением зрительных бугров насильственную локомоцию с самыми жалобными по характеру криками.

пеней, начиная от самых слабых (как это сделано, впрочем, до сих пор только на лягушке), и при этом получаются различные степени ослабления рефлекторной деятельности спинномозговой оси до полного угнетения оной, то такие эффекты по справедливости получают название «явлений угнетения рефлексов». Таким образом, прострация и угнетение рефлекторной деятельности имеют значение явлений однородных, различествующих лишь по степеням.

С явлениями прострации на лягушках, вызванной раздражением кожных нервов, мы уже познакомились выше, говоря о функциях продолговатого мозга, и мы знаем, что эффекты можно наблюдать в двух формах, смотря по характеру раздражения: как вторичное явление, вслед за движением, сопровождающим начало раздражения, или прямо, без предварительных движений. Первое наблюдается обыкновенно при тетанизации нервов, а второе — очень часто — при химическом раздражении их поваренной солью. Оттуда же мы знаем далее, что прострация, не будучи равнозначной переутомлению или истощению энергии в нервных центрах, имеет, однако, причиной измененное состояние последних. Наконец, из опытов над продолговатым мозгом, отведенным к гальванометру, нам известно, что измененное состояние нервных центров распространяется по всей длине спинномозговой оси, когда раздражаются сигнальные нервы, родящиеся из спинного мозга.

Теперь мы опишем, так сказать, другую половину тех же самых явлений — эффекты прямого раздражения спинномозговой оси с поперечных разрезов.

ЯВЛЕНИЯ УГНЕТЕНИЯ РЕФЛЕКСОВ

Характер явлений

28. Опыты раздражения спинномозговой оси с поперечных разрезов были предприняты с целью изучения вопроса, почему на обезглавленных животных в рефлексах с кожи всегда существует соответствие между силою раздражения и величиною эффекта (чем сильнее раздражение,

тем сильнее и распространеннее отраженное движение), а в присутствии головного мозга оно очень часто отсутствует, представляя колебания то в ту, то в другую сторону, т. е. представляя несоразмерно сильные или слабые движения в отношении к существующему раздражению. На человеке к явлениям последнего рода относятся, между прочим, акты воли, которыми подавляются невольные движения, вызываемые чувством боли вообще, или такие, как кашель, чихание и пр. Ближайшая задача опытов заключалась в том, чтобы мерять силу рефлексов при раздражении различных точек по всей длине спинномозговой оси. *Тюрковский способ* измерения кожных рефлексов на лягушке * уже существовал в то время и был приложен мною к делу, а раздражение центров употреблялось или химическое, или электрическое — первое в различных степенях силы, а второе лишь в форме слабой тетанизации, не дающей движений (потому что во время движений мерять рефлексы нельзя). Так как вторая форма служила лишь для проверки показаний, даваемых химическим раздражением нервных центров, и подтвердила их, то в последующем изложении я всегда буду подразумевать лишь последние.

Резюмировать их можно следующим образом:

---

* Смысл Тюрковского способа вытекает из следующего. Если человек опустит руку в сильно подкисленную воду, то спустя некоторое время в коже появляется зуд, делающийся тем сильнее, чем дольше держать руку в жидкости, и наступающий тем быстрее, чем сильнее подкислена вода. У человека такое раздражение может оставаться неопределенное время в виде ощущения, не вызывая невольного движения; а на лягушке, при необыкновенной чувствительности ее кожи к кислоте, оно вызывает рефлексы даже при самых слабых концентрациях растворов (примерно 1 об. SH_2O_4 на 1000 об. воды), какие обыкновенно и употребляются при измерении рефлексов. При этом рефлексы появляются тем быстрее, чем крепче раствор и усиливаются по мере продолжения его действия на кожу. Поэтому мерой рефлекторной способности при данной крепости раствора служит в способе Тюрка время от начала действия кислоты на кожу до наступления отраженного движения. Продолжительность времени измеряется каким-нибудь счетчиком.

1) Усиление рефлексов, да и то в летучей форме, с последующим за ним ослаблением, удавалось получать только на спинном мозгу; с разрезов же головного наблюдалось только ослабление рефлексов. Утверждать, однако, что последнему и здесь не предшествует летучее усиление, нельзя, потому что проба Тюрка на раздражительность длится обыкновенно 3—4 сек.

2) В общем получение эффектов ослабления или угнетения рефлексов с различных разрезов по длине спинномозговой оси идет параллельно получению с тех же разрезов двигательных эффектов. Так, с разрезов гемисфер произвесть угнетений не удается; с разрезов спинного мозга оно получается даже при сильном раздражении лишь в слабой степени; а с разрезов средних частей мозга угнетение доходит до полного уничтожения рефлексов — животное, оставаясь совершенно неподвижным, не реагирует даже на такие насилия, как отстригание лапок ножницами.

3) Между средними частями головного мозга самые резкие эффекты дают зрительные чертоги; но это зависит, может быть, оттого, что отсюда локомоторные движения возбуждаются менее легко, чем с нижележащих частей; поэтому раздражение имеет время подействовать здесь сильнее, прежде чем наступят мешающие измерению рефлексов движения.

Дальнейшая разработка явлений выяснила, кроме того, следующие пункты.

a) Угнетение рефлексов есть продукт возбуждения, а не перевозбуждения каких-либо нервных механизмов. Это доказывается тем, что эффект развивается в первые мгновения по приложении раздражения, прежде чем появляются движения. Кроме того, с разрезов зрительных чертогов раздражение дает всегда рядом с угнетением рефлексов диастолическую остановку кровяного сердца, т. е. явственно возбуждает продолговатый мозг.

b) Угнетение рефлексов при раздражении средних частей мозга нельзя приписывать тому, что этим причиняется животному сильная боль, перед которой исчезают слабые болевые

влияния разведенной кислоты на кожу. — Против такого предположения прямо говорит то обстоятельство, что угнетение происходит при полнейшем покое животного.

c) Угнетение нельзя выводить также из сосудодвигательных эффектов раздражения в сфере нервных центров, потому что оно наблюдается и на животных обескровленных.

d) Угнетение средних частей головного мозга отличается от соответственного эффекта химического раздражения (поваренной солью) кожных нервов, при целости тех же частей мозга, только степенью и быстротою развития. Там для полного подавления рефлексов достаточно секунд, а здесь для явственного ослабления их нужны минуты раздражения.

Другая аналогия между эффектами прямого раздражения центров и возбуждения их с периферии еще более поучительна; но для того, чтобы сделать ее понятной, я принужден сделать маленькое отступление.

У лягушки лимфатические сердца работают нормально под влиянием импульсов из спинного мозга, и идущие к ним отсюда нервы имеют значение проводников для двигательных импульсов, потому что с перерезкой их сердца останавливаются в диастоле, а тетанизация периферического конца перерезанного нерва дает тетанус сердца (Гейденгайн). Значит, в отношении лимфатических сердец некоторые отделы спинного мозга являются местами развития периодических двигательных импульсов в том самом смысле, в каком продолговатый мозг, отделенный от передних частей головного, служит местом развития локомоторных импульсов или спонтанных отрицательных колебаний тока, когда он отведен к гальванометру. Выше мы видели, что колебания эти можно остановить тетанизацией седалищных нервов, т. е. действием на продолговатый мозг с периферии; а в отношении спинномозговых импульсов к лимфатическим сердцам такого же результата можно достичь влияниями из головного мозга. — Химическое раздражение зрительных чертогов дает, рядом с угнетением рефлексов, остановку лимфатических сердец в диастоле, т. е. подавляет

импульсы из спинного мозга к их движениям. — Наблюдения показывают, кроме того, что способность спинномозговых центров влиять двигательно на сердца и давать рефлексы с кожи возвращается одновременно, если возбужденные раздражением части головного мозга отделить разрезом от спинного.

Выводы

29. На основании всех этих данных мною и была некогда высказана мысль о родстве явлений угнетения рефлексов из средних частей мозга с явлениями торможения деятельности кровяного сердца у лягушки из венного мешка, причем я, конечно, оставлял в стороне вопрос о сущности процессов и имел в виду только сходство функциональное. В этом виде мысль может быть защищаема и в настоящее время. — Разница между обоими случаями в том, что для сердца раздельность двигательных и тормозящих влияний считается доказанной, а в нашем случае доказано скорее противное. На сердце, судя по опытам, тормозы не заходят за пределы венного мешка, а явления ослабления рефлексов наблюдаются и на спинном мозгу, хотя и в менее резкой степени, чем на средних частях головного мозга. Кроме того, раздражение бродящего ствола производит прямо тормозящее действие (Пфлюгер против Шиффа); а раздражение кожных нервов дает угнетение рефлексов обыкновенно как вторичное явление — вслед за двигательными эффектами, и только в исключительных случаях (при раздражении нервов поваренной солью) действует прямо, без двигательных осложнений. Но еще сильнее против раздельности двигательных и тормозящих влияний в сфере спинномозговой оси говорит приведенное выше наблюдение Крисса, показывающее, что из двигательного нерва, при его возбуждении, можно вызвать в мышце состояние ослабленной деятельности, подобное тому, которое, по нашим опытам, производит в нервных центрах тетанизация кожных нервов. Разницы эти между угнетением рефлексов и торможением сердца, конечно, очень существенны, но они касаются сущности процессов, а не значения конкретных явлений. Подобно тому, как факт существования тормозов сердца не зависит от того, прав ли

Пфлюгер или Шифф, так и в нашем случае факт угнетения рефлексов или импульсов к движениям, несомненен даже в виде первичного эффекта возбуждения, т. е. без всякого осложнения движениями. Другое дело, когда вопрос о жизненной роли описанных явлений доходит до подробностей — здесь, за отсутствием опытных данных, разноречия между исследователями имеют, так сказать, законное основание. Одни — и представителями их служит школа Шиффа — ограничивают сферу приложения описанных фактов случаями прострации животных после всяких сильных потрясений нервной системы: другие же склонны приписывать им более широкое значение. Так, Гейденгайн и Бубнов были несомненно людьми последнего лагеря, когда приступили к опытам раздражения коркового слоя гемисфер и нашли, что отсюда можно получать не только движения, как было найдено их предшественниками (об этом см. ниже), но также угнетение движений. Или Гад в споре с Мунком, утверждающий, что болевая остановка дыхательных движений после совершившегося выдыхания не может быть объяснена уравновешенным действием антагонистических мышечных групп вдыхателей и выдыхателей и должна быть приписана действию воли на тормозы дыхательных движений. За всеми подобными отрывочными фактами скрывается логическая потребность выяснения вопроса, существуют ли в животном теле, как двигательной машине, рядом с двигательными приспособлениями, специальные тормозы для движений костного скелета, или регуляция последних, в смысле умерения и остановки оных, производится действием антагонистических мышечных групп. Одними наблюдениями решить этот вопрос, к сожалению, нельзя, потому что игре антагонистов всегда — и не без некоторого основания — можно приписать такую степень тонкости, которая дает с виду полнейший покой и делает ненужным вмешательство тормозов.

Еще большею темнотою окружена другая категория фактов, в которой головной мозг является, повидимому, органом,

способным угнетать невольные движения. Известно, например, что сильная работа мозга в одном направлении делает человека мало чувствительным к посторонним для этого круга действия внешним влияниям, которые при других условиях составляли бы сильный повод к развитию движений. Сюда же относятся, может быть, случаи воображаемых параличей, исцеляемые внушениями в гипнозе.

Тонические влияния поранений нервных центров

30. В заключение считаю необходимым остановиться на эффектах поранения некоторых частей спинномозговой оси, сопровождающих не самый акт поранения, как источник сильного возбуждения, а остающихся после него сравнительно долгое время в неизменной форме. Сюда относится прежде всего наблюдавшееся иногда Гольтцем на собаках усиление рефлексов после удаления передней трети больших полушарий. Явления имеют вид тактильной гиперестезии кожи (подробности будут сообщены ниже, при описании функций гемисфер) и связаны с общим изменением характера животного в сторону раздражительности, а также с потерей способности умерять надлежащим образом движения. Совокупность всех этих явлений, остающихся неопределенно долгое время после того, как животное совсем оправилось от операции, привело его к мысли, что причина явлений лежит в удалении механизмов, умеряющих движения. При этом он заметил, что когда удалена передняя треть гемисфер с одной стороны, то усиление рефлексов происходит не накрест, а на стороне поранения, тогда как паретические явления, сопровождающие операцию, наблюдаются наоборот накрест, т. е. на стороне, противоположной месту поранения.

Другое явление, наполовину равнозначное предшествующему, найдено Броун-Секаром значительно ранее (оно известно под именем «Броун-Секаровского явления») и заключается в том, что после половинных боковых перерезок спинного мозга, при целости головного, на стороне разреза и кзади от него получается гиперестезия и усиление рефлексов, а на

стороне противоположной, наоборот, ослабление последних. Факт гиперестезии высказывается особенно резко на кролике: при этом условии достаточно сжать, и не особенно сильно, заднюю лапку на стороне разреза, чтобы вызвать у животного крик, а между тем кролик принадлежит к животным, выносящим молча очень болезненные операции.

На лягушке Броун-Секаровское явление констатируется измерением рефлексов по Тюрковскому способу в обеих половинах тела; и здесь легко доказать опытом, что в происхождении его играет роль головной мозг. В самом деле, разница в рефлексах с обеих сторон, произведенная половинной перерезкой спинного мозга, тотчас же исчезает, если животному отрезать головной мозг. Не трудно показать далее, что обе половины явления производятся тоническими возбуждениями с поверхностей спинномозговой раны, причем те из них, которые действуют на свою половину спинного мозга кзади от разреза, дают усиление рефлексов (соответственно тому, что получается, как мы видели выше, непосредственно вслед за раздражением спинного мозга с поперечных разрезов); а те, которые передаются на противоположную сторону, идут сюда через головной мозг. Последнее доказывается следующими прямыми опытами. Лягушке, при целости головного мозга, раздваивается вдоль вся передняя половина спинного мозга — от верхушки 4-го желудочка до задней границы 4-го позвонка; затем, по измерении рефлексов в одной из ног, например, левой (разумеется, когда животное совсем оправится от предшествующей операции), перерезается правая половина спинного мозга в сфере 4-го позвонка. Перерезка эта дает и теперь ослабление рефлексов слева, несмотря на то, что возбуждение справа налево может передаваться теперь только через головной мозг. Засим из позвоночника осторожно вынимается центральный конец раздвоенного по длине мозгового участка с тем, чтобы к обнаженному поперечному разрезу его приложить химическое раздражение, не касаясь другой половины спинного мозга. Рефлексы с противоположной стороны меряются до приложения раз-

дражения, и после него — оказывается, что раздражение дает сильное угнетение рефлексов.

Факты эти очень важны, как прямые свидетельства, что всякое поранение центральных нервных масс, помимо непосредственных эффектов причиняемого ими разрушения и потрясения, оставляет за собою источники длящихся возбуждений, способных отзываться на отдаленных частях нервной системы и выражаться в разных местах противоположными признаками — возбужденным и угнетенным состоянием центров.

Сказанным доселе вопрос об участии нервной системы в локомоторных актах не исчерпывается, потому что места, из которых локомоция пускается обыкновенно в ход, лежат в больших полушариях. Но говорить об этих придатках в отдельности — вне связи с влиянием гемисфер на движения вообще — было бы неудобно; поэтому, оставляя этот пункт пока в стороне, мы переходим к описанию явлений, связанных с деятельностью больших полушарий. Общего определения для всей совокупности относящихся сюда фактов дать еще нельзя *; поэтому я удержал для них старое обозначение по принадлежности к производящему их органу.

ФУНКЦИИ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ **

Общие правила наблюдения

31. Опыты на животных с целью изучения функций полушарий я разделю, ради удобства описания, на три отдела: 1) удаление обоих полушарий разом; 2) удаление их крупными частями или долями и

* По принятой нами в начале книги системе нервных явлений, деятельность гемисфер можно было бы определить как высшую ступень регулирования движений через психику; но такое определение, вследствие неопределенности границ «психических влияний», могло бы подать повод к недоразумениям.

** Эта глава, за отсутствием личных опытов, имеет чисто компилятивный характер.

3) частичное разрушение серого вещества коркового слоя. Затем в 4-м отделе будут собраны выводы из патологических наблюдений на человеке.

При опытах полного удаления полушарий вопрос об устройстве их остается для наблюдателя, по самому смыслу дела, на заднем плане; поэтому, оставив его пока в стороне, я прямо начну с указания общих приемов наблюдения.

Главных правил здесь два: начинать наблюдения не иначе, как по миновании всех болезненных последствий операции, когда состояние животного остается долгое время неизменным; и проверять прижизненные явления вскрытием мозга. Необходимость первого вытекает из самого смысла опытов — наблюдать на животном те перемены или недочеты в нервной жизни, которые вызваны отсутствием той или другой части гемисфер; а поверочное вскрытие нужно для точного определения границ разрушения — не пошло ли оно, в виде так называемых вторичных перерождений, за пределы причиненного операцией поранения, или не произошло ли, наоборот, некоторого восстановления разрушенных частей. — Последнее замечается, впрочем, лишь в исключительных случаях и, повидимому, только на птицах, потому что до сих пор оно наблюдалось только раз Фойтом на голубе.

Что же касается до самых наблюдений над оперированными животными, то они заключаются в троякого рода испытаниях: 1) в отношении чувствования — насколько изменяется тонкость всех чувств вообще (за исключением, конечно, чувства обоняния, потому что с удалением гемисфер вся центральная часть обонятельного снаряда разрушается), равно как способность различать внешние предметы и оценивать их значение; 2) в отношении движений — насколько у животных сохраняются привычные и заученные формы сложных движений (защита против насилий, ходьба, акты отыскивания и принятия пищи и пр.), равно как уменье приноровлять их к целям; и 3) в отношении умственных способностей — в какой мере сохраняются сложные инстинкты и те проявления

ума, которые обозначают в общежитии словами находчивость или сообразительность. Нет сомнения, что со временем для всех таких испытаний будут выработаны определенные общепризнанные правила, и пробы будут прикладываться всеми исследователями на один и тот же лад для всех случаев поранения гемисфер, начиная от полного удаления их до частичного разрушения того или другого отдела коркового слоя. Но этого еще нет, поэтому идти далее в описании общих приемов наблюдения пока невозможно.

Полное удаление полушарий

32. Выше было уже сказано, что эту операцию выносят лягушки, птицы, морские свинки и кролики; но из них наиболее удобными объектами для наблюдений оказываются до сих пор птицы. — При искусственном кормлении их можно сохранять в течение месяцев живыми; с другой стороны, подвижность и нервность птиц при нормальных условиях значительно облегчают (по контрасту) наблюдения после операции. Поэтому главнейшие выводы сделаны преимущественно из опытов над птицами.

Общее значение гемисфер в нервной жизни установлено опытами Роланда (в начале нынешнего столетия) и формулировано позднее Флураном (в начале сороковых годов) в следующие два положения:

полное удаление гемисфер ведет за собою потерю произвольных движений и осмысленного чувствования или ума;

при послойном удалении гемисфер недочеты выступают тем сильнее, чем больше масса удаленного вещества.

Оба положения остаются в сущности справедливыми и в настоящее время, требуя лишь следующей прибавки:

самопроизвольный (*спонтанный*) *характер движений и осмысленность чувствования страдают с удалением гемисфер тем менее, чем ниже животное по степени развития полушарий* (см. выше, § 25).

В виде примера, я приведу описание явлений на курице по Экснеру.

«... Оправившись от операции, животные впадают в сонливое состояние, спрятав голову в перья и, все время, пока живут, проводят в таком положении значительную часть дня. Временами они просыпаются и начинают бродить, как будто с осторожностью, и нередко вдруг останавливаются середь комнаты, промеж ходящих взад и вперед людей, чтобы снова впасть в спячку. Через несколько дней после операции можно подметить, что животное ищет корм, т. е. клюет в пол — все равно лежит ли на нем что-нибудь или нет, — царапая его ногами. Некоторые курицы выучиваются подбирать с полу корм, хотя и неловко, а другие не выучиваются вовсе. С другой стороны, я раз нашел в зобу оперированной курицы холщевую полосу почти в полметра длины... Способность видеть остается, потому что они не натыкаются на предметы и глаза их следуют за светом... Труднее решить, способны ли животные слышать. Правда, Лонже рассказывает, что ему удавалось подметить движение испуга от выстрела, и подобные же наблюдения приводятся Вюльпианом на голубе без полушарий, но... На болевые влияния животные отвечают защитительными движениями; но делать отсюда вывод, что сохранилось осязательное чувство, можно лишь с большой осторожностью, потому что такие движения могут происходить и при посредстве одного спинного мозга... Наиболее важное явление на курице с отнятыми полушариями — это потеря ума. Под этим я разумею то обстоятельство, что животное не умеет найтись в мало-мальски затруднительных положениях и неспособно ни к каким иным действиям, кроме так называемых инстинктивных. Так, сохраняя способность обходить препятствия на пути, если подойдет к ним близко, и взбираться на предметы вышиною в несколько сантиметров, курица не умеет взлететь с пола на стул, дает себя взять в руки (после чего неискусно сопротивляется) и очень неловко слетает со стола на пол... Такая курица не боится собак и не выбирает себе при-

вычного или любимого места сиденья, оставаясь спокойной везде, где бы ее ни посадили».

Из этой картины мы отметим себе для будущих сравнений: сонливое состояние, тупость к чувственным влияниям; полную потерю способности оценивать внешние предметы по смыслу (за единственным исключением зрительной оценки в смысле препятствий к передвижению), с вытекающим отсюда полным безучастием к окружающему; возможность воспроизведения сложных привычных движений, но воспроизведения бесцельного, неосмысленного; и наконец, намеки на следы чувства голода.

Главные черты в устройстве гемисфер

33. Переходя засим к опытам удаления гемисфер по частям, мы должны прежде всего остановиться на наиболее крупных чертах устройства этих органов.

Первую особенность в устройстве гемисфер составляет расположение серого вещества на наружной поверхности органа в виде тонкого непрерывного слоя, облегающего всю массу белого вещества наподобие свода. Слой этот представляет систему гемисферных центров, а подлежащее белое вещество — систему родящихся из них волокон, которыми связаны разные отделы гемисферных центров друг с другом и с подлежащими частями спинномозговой оси, т. е. с центрами среднего и заднего мозга, равно как с центральными образованиями спинного. Другую особенность составляет парность органа и симметричное устройство обеих половин при топографической раздельности облегающего ту и другую половину коркового слоя. Волокнистые спайки между обеими половинами гемисфер, в свою очередь, представляют ту особенность, что главная масса их (мозолистое тело) связывает друг с другом симметричные точки обеих гемисфер.

Третью особенность составляет увеличение поверхности коркового слоя при посредстве так называемых борозд и извилин мозга, выраженное вообще тем резче, чем выше стоит животное по степени развития гемисфер. В связи с таким спо-

собом увеличения массы центрального вещества стоит приблизительно одинаковая толщина и приблизительно одинаковое устройство коркового слоя по всей поверхности полушарий. В последнем отношении серое вещество гемисфер напоминает несколько глазную сетчатку, представляя такую же мозаичность, слоистость и радиальное расположение элементов по толще, как последняя. В таком устройстве несомненно сказывается значение коркового слоя, как системы концевых нервных снарядов, соответственно раздельности нервных волокон белого вещества гемисфер; и в нем же лежит некоторый намек на возможность функциональной раздельности разных участков мозговой коры. Но как далеко идет такая раздельность в действительности, сказать на основании анатомических данных невозможно. Осмыслить в этом направлении некоторые местные разницы в устройстве серого слоя (со стороны величины, формы и расположения клетчатых элементов) до сих пор не удается, тем более, что формы связей между его клетчатыми элементами очень мало известны. Какое значение имеют, например, сети волоконец, пронизывающие толщу мозговой коры, связаны ли клетки ее в группы и существуют ли связи между последними — все это вопросы отдаленного будущего. В настоящее время знают только вообще, что из коркового слоя родятся три системы интрацентральных связей (если рассматривать всю мозговую кору как целое): так называемые fibrae arcuatae, *или ассоциационные волокна Мейнерта*, идущие параллельно поверхности гемисфер и связывающие ближайшие участки их на своей половине органа; *система поперечных спаек* между обеими гемисферами; *и система продольных волокон*, которыми связываются отдаленные участки каждого полушария в отдельности. Такими же трудностями обставлен вопрос о *системе радиальных волокон*, родящейся из коркового слоя и связывающей гемисферные центры с нижележащими отделами спинномозговой оси. Волокна эти идут по радиусам полушарий и потому носят название радиальных (Stabkranzfasern немцев). Отсутствие точных сведений о ходе этих волокон в мозгу раз-

личных животных прискорбно тем более, что большинство физиологических опытов над полушариями касается именно

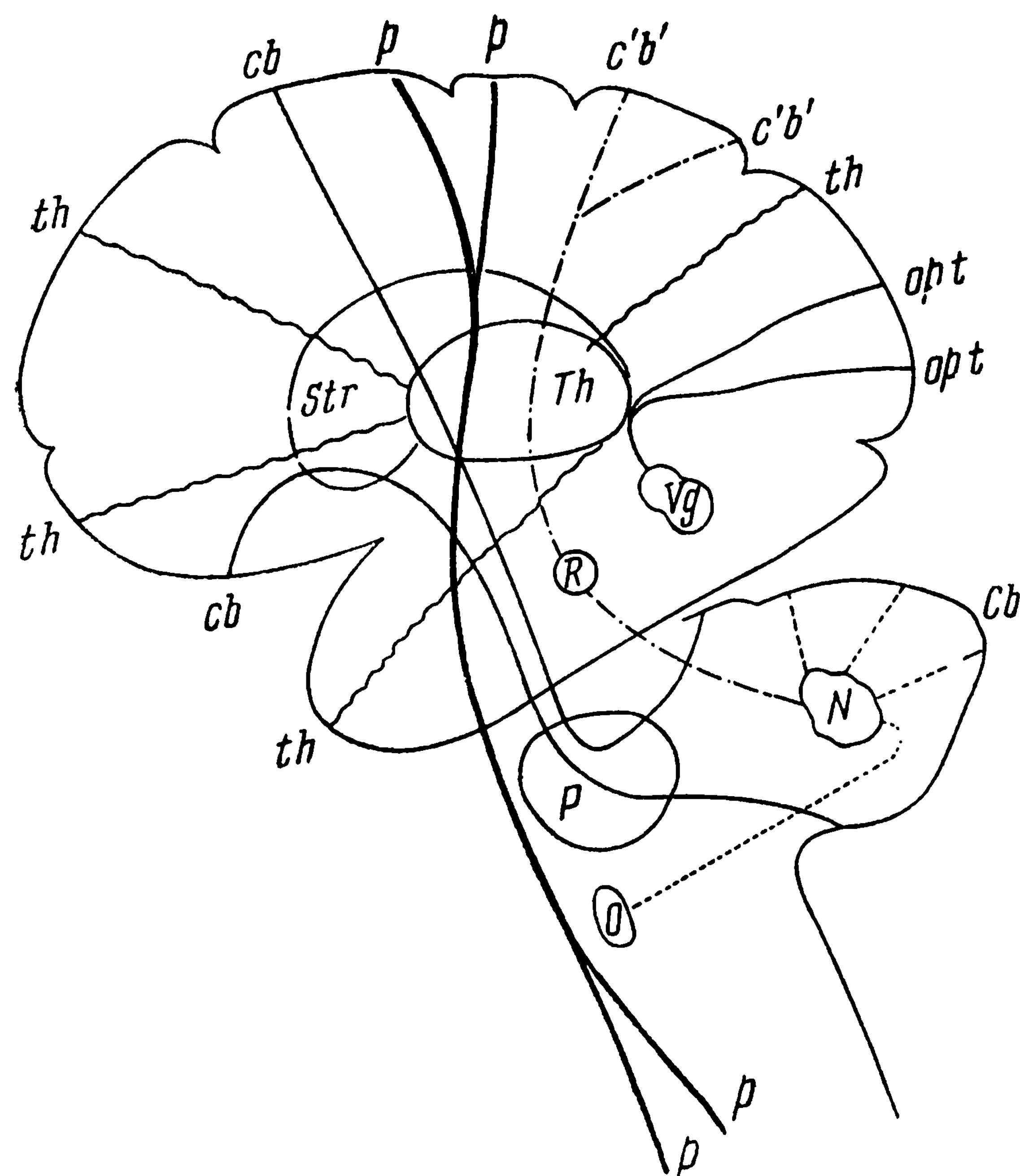


Рис. 6. Общая схема радиальных связей между мозговою корою и нижележащими центрами у человека.

O — оливчатое тело; *P* — Варолиев мост; *N* — центральное ядро мозжечка; *Cb* — мозжечок; *Vg* — четверохолмие; *Th* — зрительные чертоги; *Str* — полосатое тело; *R* — красный узел; *cb* — пути от коркового слоя мозжечка к корковому слою больших полушарий; *c'b'* — пути от центрального ядра мозжечка к корковому слою полушарий; *th* — связи между последними и зрительными чертогами; *opt* — область зрительного центра; *pp* — пирамидальные пути (по Флексигу).

путей, которыми связаны гемисферные центры с различными отделами спинномозговой оси — путей, которыми распространяются чувственные возбуждения от периферии к полушариям

и двигательные отсюда к рабочим органам. Немногое, что известно в этом направлении, касается мозга человека и приведено на прилагаемой при сем схеме (рис. 6).

Из нее непосредственно видно, что наибольшую массу волокон радиальной системы составляют межцентральные связи коркового слоя с узлами головного мозга. Исключение составляют только пирамидальные пути Флексига, стоящие вне связи с мозговыми узлами и соединяющие *центральные извилины* головного мозга (около Роландовой борозды) с элементами спинного.

Удаление полушарий крупными частями или долями

(Опыты Гольтца)

Метод наблюдения

34. Явления, непосредственно следующие за операцией удаления полушарий большими частями или долями, имеют обыкновенно очень тяжелый характер, выражаясь потерей сознания и общими параличами движения и чувствования. Такое состояние общего угнетения нервных деятельностей длится, однако, недолго — уже в течение первых дней животное оправляется от общего потрясения нервной системы, и тогда выступают на первый план вместо общих симптомов частные расстройства в той или другой области тела в виде функциональных недочетов. Если бы явления оставались в течение этого второго периода некоторое время неизменными, то их можно было бы привести в связь с фактом выпадения той именно части полушарий, которая была удалена операцией; но этого не бывает. Второй период характеризуется именно тем, что в продолжение его функции очень постепенно восстанавливаются; и это длится обыкновенно недели, иногда же месяцы. Как бы долго он, однако, ни продолжался, в конце концов улучшение в состоянии животного останавливается на известном minimum'е утраченных функций; и животное вступает тогда в третий стационарный период,

длящийся иногда месяцы без изменений. Нет сомнения, что наблюдения производить всего естественнее и удобнее именно в этот последний период; но только нужно помнить, что наблюдаемые теперь функциональные недочеты могут не вполне соответствовать факту удаления из тела известного центрального органа, в виде вырезанной части гемисферы. Многочисленные наблюдения на животных с оперированным головным мозгом показали именно, что улучшение в состоянии последних может зависеть не только от ослабления болезненных припадков и осложнений, вызванных кровавой операцией (каковы: воспаление, изменения в условиях кровообращения и натяжения частей и пр.), но также от свойств частей мозга принимать на себя функции утраченных долей, от так называемого функционального заместительства частей. Ввиду этого обстоятельства, наблюдаемый в период стационарных изменений minimum функциональных утрат представляет всегда несколько менее того, что должно было бы дать удаление данной части полушарий; и насколько меньше (т. е. насколько утрата компенсирована заместительством), знать мы, к сожалению, не можем. Но, с другой стороны, легко понять, что этим, хотя бы условным, minimum'ам доверять все-таки можно больше, чем изменчивым симптомам в период восстановления функций. В этом смысле опытам Гольтца, систематически державшегося правила наблюдать лишь стационарные minimum'ы изменений, должно быть отдано предпочтение перед опытами всех прочих исследователей, работавших над крупными частями полушарий, тем более, что он вел опыты систематически и в другом отношении,— делая их исключительно на одном и том же животном — собаке.

Опыты его имели ближайшею целью решение следующих вопросов: существует ли, в противность мысли Флурана, функциональная разница между разными долями полушарий; как влияет на функциональные утраты масса удаленного вещества и происходит ли функциональное заместительство между частями одного и того же полушария или между частями обеих гемисфер. С этими целями он сравнивал между собою попарно эф-

фекты удаления лобных, теменных и затылочных (также лобных вместе с частью теменных) долей на одной стороне, эффекты одновременного удаления то передних, то задних долей мозга симметрично с обеих сторон и, наконец, эффекты удаления одного из полушарий. Главные результаты, к которым пришел Гольтц, заключаются в следующем.

Пока одно из полушарий остается целым, поранение другого, как бы значительно оно ни было, дает в период стационарных изменений лишь мало заметное ослабление умственных способностей, чувствования и движений. Другими словами, *у собаки оставшаяся в целости гемисфера способна в значительной степени замещать собою потерянную половину во всех трех направлениях.*

Ясные функциональные разницы существуют лишь между передними (т. е. лобными и отчасти теменными) *и задними долями мозга. Будучи заметными уже на животных с односторонними поранениями тех и других долей, они выступают особенно резко при удалении симметричных долей с обеих сторон разом.* Другими словами, *в заместительстве главную роль играют симметричные* (крупные) *отделы обоих полушарий.*

При прочих равных условиях, степень функциональных утрат стоит в прямой связи с величиною поранения. Так, эффекты удаления одних лобных долей и лобных с частью теменных, отличаясь друг от друга лишь по силе (не по качеству *), выражены в последнем случае резче, чем в первом.

Из всех сложных движений локомоция сохраняется, при разрушении гемисфер, наиболее упорно, хотя и она, видимо, страдает.

В виде примеров я опишу по Гольтцу эффекты удаления передних и задних долей с одной стороны и с обеих разом — последствия удаления одной гемисферы и случай еще большего поранения.

* В этом отношении Гитциг расходится с Гольтцем, утверждая, что удаление лобных долей специально влияет на ослабление умственных способностей.

Удаление лобных и отчасти теменных долей с одной стороны

35. В опытах удаления передних долей с одной стороны Гольтц заводит заднюю границу разрушения за sulc. cruciatus, чтобы удалить gyr. sigmoid. с лежащими в нем центрами конечностей (см. ниже опыты над корковым слоем). При этом условии, когда операция сделана, например, с левой стороны, то у животного в течение первого дня замечается во всей правой половине тела паралич движения и значительное притупление кожной чувствительности. Через несколько дней животное уже ходит, но с наклонностью поворачиваться в сторону поранения. При ходьбе оно относится тупо к предметам, лежащим в правой половине поля зрения, поэтому натыкается на них правою стороною головы и туловища. Становясь на задние ноги, чтобы достать со стола пищу, собака опирается о край стола только левой лапой; при глодании кости, не умеет держать ее правой; будучи поставлена на край стола, легко ступает правыми ногами за край и падает; наконец, выученная давать правую лапу до операции, она временно утрачивает эту способность.

Через несколько месяцев все эти симптомы исчезают почти бесследно. *Остается только несколько меньшая ловкость в управлении переднею правою лапою при глодании кости*, да следы зрительной тупости к предметам в правой половине поля зрения.

Важно заметить, что такое полное восстановление движений соответствует случаям, когда удалена вся так называемая двигательная область коркового слоя (центры туловища, шеи и конечностей), часть полосатого тела и перерезана так называемая capsula interna — часть пути для произвольнодвигательных импульсов от коркового слоя гемисфер у человека (Шарко и Флексиг).

Рядом с восстановлением движений восстановляется и чувствительность кожи: в период стационарных изменений оперированная слева собака чувствует всею правою половиною тела даже такие легкие влияния, как дуновение на кожу. Ниже

(§ 37) мы, кроме того, увидим, что в некоторых случаях удаление передних долей влечет за собою даже гиперестезию кожи на стороне поранения.

Удаление затылочных долей с одной стороны

36. Животные с односторонне удаленными затылочными долями представляют, по вступлении в период стационарных изменений, в сущности одно лишь уклонение от нормы: особенного рода ослабление зрения в половинах обеих сетчаток, одноименных со стороною поранения (например, в левых половинах, когда операция сделана слева). Соответственно этому, животное относится тупо на оба глаза к предметам в половинах поля зрения, лежащих накрест от места поранения (т. е. в правых половинах поля зрения каждого глаза, если операция сделана слева). Узнают это, заклеивая собаке веки того или другого глаза. Если она оперирована, например, слева и заклеен левый глаз, то, поднося к ней перед глазами кусок мяса справа, сейчас же видно, что собака не замечает его до тех пор, пока кусок не перешел в левую половину поля зрения правого глаза и не дал образа на нетронутой половине сетчатки — до этого пункта собака не обращает на мясо внимания, а затем бросается на подносимую добычу. Ниже, когда будет речь об удалении затылочных долей с обеих сторон, будут приведены факты, заставляющие Гольтца думать, что описанное ослабление зрения не есть собственно слепота (паралич зрения), а потеря способности узнавать и оценивать значение предметов. В этом отношении он расходится с Мунком, который нашел факт раньше Гольтца (экстирпируя корковый слой с затылочной области) и утверждает, что при полном удалении затылочной лопасти слепота полная.

Сличая теперь между собою стационарные изменения по удалении передних и задних долей, мы видим, что в первом случае главные изменения лежат в области движения (точнее, в области управления движениями, потому что двигательных параличей нет и следа) на стороне, противоположной месту поранения; а во втором случае исключительно (?) в сфере зре-

ния; — что в первом случае в восстановлении двигательных функций замешано, может быть, заместительство, так как восстановление требует долгого времени; а во втором случае, в зрительной области, его, повидимому, нет.

Удаление передних долей с обеих сторон

37. Описание эффектов симметричного удаления передних долей с обеих сторон в период стационарных изменений Гольтц начинает следующими словами: «если собака с односторонне удаленными передними долями нисколько не отличается, при поверхностном наблюдении, от нормального животного, то по удалении тех же долей с обеих сторон она является с первого же взгляда патологически измененным существом». Она может стоять, ходить, даже бегать и прыгать (последние две способности, однако, утрачиваются при очень обширных поранениях), но все эти движения отличаются неуклюжестью, неловкостью. При ходьбе она несколько волочит задние ноги; часто спотыкается; и пущенная ходить по краю стола, легко ступает всеми ногами за край. Но еще резче изменения в следующих сложных движениях: собака без передних долей не умеет держать кость лапами при глодании и теряет безвозвратно способность давать лапу, если умела делать это до операции. Характерно также то обстоятельство, что в период восстановления функций такие животные с трудом выучиваются есть твердую пищу и если приобретают эту способность, то едят неловко и неопрятно. При этом двигательных параличей в теле никогда не замечается — все описанные изменения имеют скорее характер расстройства координации движений.

Чувствительность кожи сохраняется повсюду; нередко она даже является повышенной против нормы. Так, в одном случае Гольтц наблюдал по удалении передних долей слева, что собака, бывшая к нему очень привязанной, охотно давала гладить себе правую половину тела и начинала тотчас же ворчать и огрызаться, когда он гладил левую. Когда же этой собаке были впоследствии удалены передние доли и с правой стороны, то гиперестезия кожи появилась и справа. В связи с гиперестезией кожи

является усиление кожных рефлексов. Так, щекотание спины около хвоста вызывает периодическое высовывание языка; щекотание шеи со спины — встряхивание всего тела, как будто животное было облито водой; глаженье щеки сзади наперед — прижимание головы к руке, вследствие чего собаку можно довести до того, что она ложится этой щекой на пол.

Зрительная функция кажется несколько ослабленной. При уменье узнавать издали знакомых людей и ориентироваться между крупными предметами во время ходьбы, оперированные собаки не обращают внимания на мелкие предметы, встречающиеся на пути; узнают угрожающие движения и плетку, но не обнаруживают страха. На зов идут, следовательно, слышат. Мясо узнают носом, следовательно, обоняют.

Умственные способности тоже понижены, и это выражается (помимо тупого выражения глаз) преимущественно отсутствием сообразительности, неуменьем найтись в самых, повидимому, нехитрых условиях. Если нормальной собаке повесить на нитке перед носом, в уровне головы, длинный кусок мяса, то она поворачивает шею с головой на 90° и схватывает мясо. Оперированные же спереди собаки, по наблюдениям Гольтца, не в силах додуматься до такого поворота головы и тщетно стараются схватить зубами постоянно ускользающий от них кусок прямо. При очень значительных поранениях они не могут даже поднять кости с пола.

Из инстинктов остаются: голод и чувство насыщения, сторожливость, манера обнюхивания и иногда даже половая похоть. Кроме того, сохраняется привязанность к знакомым людям и даже уменье узнавать привычное время кормления и прогулок.

Из этого перечня явлений читатель уже ясно видит, что удаление лобных и части теменных долей с обеих сторон производит главным образом изменения в двигательной сфере, но влияет также и на чувствование и на психику.

Рядом с только что описанными симптомами, Гольтц очень часто наблюдал (из 24 случаев 22 раза) резкое изменение в

характере животных. Смирные, добронравные собаки становились по удалении передних долей крайне раздражительными и злыми не только в отношении собак, с которыми жили до операции в дружбе, но в резких случаях даже в отношении людей, которых прежде любили. Это состояние всегда идет об руку с описанными выше явлениями гиперестезии кожи, но не зависит от последней, потому что собака, сделавшаяся злобной, не выносит даже вида другой собаки и бросается на нее издали, без всякого повода, даже в случае, если ей уже не раз приходилось горько платиться за свою дерзость. При этом важно заметить, что изменение характера может продолжаться месяцы, следовательно, должно обусловливаться скорее удалением известных центральных органов, чем существованием какого-либо постоянного источника раздражения в оперированном месте мозга. Ввиду того, что такие животные, при повышенной общей раздражительности, не умеют, по наблюдениям Гольтца, умерять надлежащим образом движений, он склонен думать, что животные теряют способность тормозить произвольно движения в сфере костного скелета. Ему, однако же, не удалось определить в точности, с удалением каких именно извилин мозга связаны эти изменения.

К числу характерных последствий операции он причисляет, наконец, наклонность к худению, кожным сыпям и эпилептическим припадкам.

Удаление затылочных долей с обеих сторон

38. Удаление задних долей мозга хотя и расстраивает движения, но в значительно меньшей степени, чем удаление передних. Животные сохраняют способность при глодании костей удерживать их лапами; ходят по краю стола более ловко, чем собаки, оперированные спереди; и даже не вполне теряют способность давать лапу (не на словесное требование, а если до лапы дотронуться рукою). Самой тонкой пробой на расстройство координированных движений Гольтц считает пускание животного по горизонтальному помосту, поперечные перекладины которого отделены пустыми промежутками настолько большими, что

в них может провалиться собачья нога. Нормальная, а также слепая, но с нетронутым мозгом, собака переходит помост благополучно всеми четырьмя ногами; удаление задних долей с одной стороны уже дает себя чувствовать, но еще слабо, тогда как удаление передних или задних долей с обеих сторон, а также удаление передних с одной стороны делают переход невозможным — в первом случае собаки проваливаются в щели всеми четырьмя ногами, а в последнем случае обыкновенно двумя, которые лежат накрест от места поранения.

Самые главные изменения по удалении затылочных долей заключаются в расстройстве осмысленного чувствования, особенно же зрения. При поверхностном исследовании такие собаки кажутся совсем слепыми: не узнают издали знакомых людей (узнавая их вблизи обонянием) и остаются совершенно равнодушными к угрожающим жестам, к виду плетки и даже таким влияниям, как внезапное приближение зажженной свечки к глазам. Но рядом с этим при ходьбе они различают препятствия и не только действительные, но даже воображаемые. Так, они обходят разостланные по полу ленты белой бумаги или повешенные на веревках куски белого полотна и не решаются пройти между пустыми белыми чашками. Кроме того, Гольтц приводит следующее наблюдение на собаке с особенно удачной операцией, несмотря на громадность поранения. В клетке, где содержалась эта собака, верхняя часть стены над дверью была затянута сеткой. В привычный час отворяния клетки собака становилась, в ожидании прогулки, на задние ноги и смотрела через сетку. Начинали без шума отворять дверь; свет падал в клетку снизу, и собака тотчас же переменяла положение навстречу свету. Для бо̀льшей верности в нижней части двери сделали тогда отверстие, завешанное темной ширмой, которую можно было удалять без всякого шума; но и теперь падающий снизу свет заставляет животное переменять положение. На основании этих данных Гольтц думает, в противность Мунку, что собака без затылочных долей видит, но видит неосмысленно.

Подобные же изменения представляет и слух. — На зов собака реагирует и даже отвечает иногда маханием хвоста; но не обнаруживает страха на угрозы голосом или на злобное ворчание других собак. Умевшая до операции «давать лапу», она теряет способность давать ее после операции на словесное приказание, но дает, если до лапы дотронуться. Очень замечательно следующее наблюдение Гольтца. Одна из его собак умела стоять на согнутых задних ногах и сохранила это искусство после операции; будучи приведена в такое положение, она оставалась теперь в нем чрезвычайно долго, впадая в род гипноза. В этом состоянии звук разбиваемого около ее уха пистона оставлял собаку совершенно неподвижной, тогда как тот же звук при других условиях, когда она свободно бродила по комнате, заставлял ее вздрагивать.

Обоняние после операции притуплено, но, повидимому, не извращено. На близком расстоянии собаки чуют мясо, узнают знакомых людей; на табачный дым и хлороформ реагируют тупее нормальных.

Кожная чувствительность (проба тонкими струями воздуха на кожу) тоже притуплена. Усиления рефлексов и общей возбужденности не замечается.

Всего же замечательнее нередко наступающее изменение характера, прямо противоположное тому, которое замечается по удалении передних долей. Злые раздражительные собаки, не переносящие приближения другой собаки или даже человека, становятся по удалении затылочных долей (но не всегда) смирными, добронравными, доверчивыми и ласковыми животными. «Можно было бы думать, — говорит Гольтц, — что изменение это есть лишь результат безучастного отношения животного к окружающему, вследствие отупения после операции; но дело стоит иначе... животное как будто теряет органы недоверчивости и злобы», приобретая на их место доверчивость и ласковость. Такие животные выносят без злобы не только кусанье других собак, но даже позволяют отнимать у себя пищу.

Сравнивая результаты этих опытов с тем, что дает удаление передних долей, Гольтц естественно приходит к заключению, что *не все части полушарий равнозначны в функциональном отношении*. От целости передних долей зависит преимущественно, но не исключительно, координация сложных произвольных движений, а от целости задних — преимущественно, но не исключительно, осмысленность чувствования (особенно зрения). Сравнивая далее результаты удаления передних и задних долей с одной и с обеих сторон, он приходит к выводу, что незначительность функциональных изменений в первых случаях объясняется *функциональным заместительством удаленных частей симметричными крупными отделами нетронутой гемисферы*.

Удаление одной из гемисфер

39. Последнее еще более резко доказано позднейшим опытом Гольтца на собаке, у которой была удалена вся левая гемисфера. (На собаке это пока единственный опыт в экспериментальной физиологии.) Операция была произведена в 3 приема, и животное наблюдалось 15 месяцев после последней операции, оставаясь до конца здоровым. Вскрытие показало: полное уничтожение коркового слоя слева, за исключением размягченного маленького куска на нижней поверхности затылочной доли и размягченного же Аммонова рога; почти полное удаление левого полосатого тела и несколько больший остаток зрительного чертога. К сожалению, у этой собаки перед операциями был вылущен левый глаз.

По словам Гольтца, собака эта на первый взгляд производит впечатление совершенно здорового животного, за единственным исключением — она плохо фиксирует правым глазом лицо зовущего человека. На зов, однако, идет, радостно махая хвостом; следует за хозяином во всевозможных направлениях; ходит, бегает и прыгает как нормальная. При более тщательном исследовании, однако, оказывается, что она владеет мышцами правой половины тела менее совершенно, чем мышцами левой. При глодании кости она держит ее обеими лапами, но правой

управляет менее ловко, чем левой; — то же самое, когда, встав на задние ноги, она опирается обеими передними на какой-либо предмет. При переходе через помост с щелями проваливается ногами правой стороны. Когда ходит свободно по комнате, то поворачивается чаще налево (в сторону поранения), чем направо. В случаях, когда приходится действовать одной из передних ног, как рукою (например, доставать кусок мяса), предпочитает употреблять левую; но если эту ногу удерживать, то действует и правою.

Пробы тонкою струею воздуха на обе половины тела показывают ясное притупление кожной чувствительности справа; но на более грубые влияния и эта половина тела оказывается чувствительною. Чувствительность кожи к холоду тоже понижена справа (животное не замечает, попадая ногами правой стороны в холодную воду).

Несколько более поражено зрение правого глаза. Хотя животное узнает знакомых людей издали, умеет узнавать мясо правою половиною глаза (или, что то же, когда мясо лежит в левой половине поля зрения правого глаза) и не натыкается на предметы при ходьбе, но остается равнодушным к угрожающим движениям перед самым глазом. Слух тоже несколько пострадал: отвечая на ласковый призыв голосом, животное не обнаруживает страха и не убегает от грозного крика. Обоняние и вкус остались на этом животном неисследованными.

Те, которые знали собаку до операции, согласно утверждают, что, потеряв гемисферу, она отупела, утратив прежнюю живость и веселость. — Перестала играть с другими собаками и стала даже относиться к ним враждебно.

Всего важнее в этом замечательном случае следующие два факта:

сравнительная ничтожность функциональных изменений, несмотря на громадность поранения; и

полное отсутствие параличей движения и кожного чувствования на стороне, противоположной месту поранения.

Первый из них объясним только заместительством потерянной гемисферы другою, целою; а второй факт во всяком случае показывает, что у собаки все мышцы тела и все точки чувствующей поверхности кожи связаны нервными путями с каждою из гемисфер, но таким образом, что пути перекрестные из каждой половины мозга представляются главными, более удобными для передачи возбуждений, чем пути прямые.

40. В заключение привожу из опытов Гольтца случай, в котором, сверх оперативного удаления передних долей с обеих сторон, кровоизлияние и последующее размягчение разрушили бóльшую часть коркового слоя справа в затылочной и височной области, но не тронули соответственных долей слева. Собака эта представляла, по его словам, наиболее сильные из виденных им расстройств. Оправившись после операции, она не умела до смерти не только есть твердую пищу, но даже пить; из движений при еде у нее остался только акт облизывания морды. Тем не менее она, повидимому, узнавала привычное время кормления, потому что обнаруживала в эти часы признаки нетерпения. Давала она себя кормить охотно, потому что не сопротивлялась открыванию челюстей и вероятно не утратила чувства насыщения, потому что, получив примерно порцию мяса в 500 г, она начинала сопротивляться дальнейшему введению пищи и даже выплевывала куски мяса. Двигательных параличей у нее не было, но она не умела ни бегать, ни прыгать, и походка у нее была крайне неверная, как у очень старой заморенной собаки. Тем не менее, она умела становиться на задние ноги, опираясь на предметы передними. В первые недели после операции, ходя внутри клетки, собака натыкалась головой на прутья железной решетки, но затем выучилась избегать эти препятствия, поворачиваясь в углах, как следует. Помимо этого единственного признака (может быть, неверного), все остальное говорило в пользу того, что зрение совсем потеряно; животное не умело фиксировать глазами предметов, при ходьбе часто натыкалось на них; не обращало внимания ни на плетку, ни на внезапное освещение глаза сильным светом и пр.

А между тем, по словам Гольтца, в левой гемисфере вся затылочная область была цела. Звуки, даже такие сильные, как пистолетный выстрел, на нее не действовали. Мясо она ела без разбора, даже собачье*.

Опыт этот приводится Гольтцем главным образом с полемической целью, чтобы показать против Мунка, что при громадном разрушении гемисферных центров целость зрительной области с одной стороны (т. е. затылочной лопасти слева) может сопровождаться признаками полной слепоты. Но мы не последуем в этом направлении за Гольтцем — для нас опыт важен лишь в следующем отношении.

У собаки, представляющей, по его собственным словам, самые сильные из виденных им функциональных расстройств, сложное движение ходьбы все-таки остается.

Если же принять, кроме того, во внимание, что по приведенным выше опытам удаление затылочных долей с одной стороны (как в данном случае?) расстраивает движения вообще очень слабо, то из описанного опыта можно заключить с большою вероятностью, что у собаки, как у кролика, морской свинки, птиц и лягушки, нервный снаряд локомоторных движений заканчивается в средних частях головного мозга. Другими словами, можно думать, что у этого животного из гемисфер идут на локомоцию лишь психомоторные влияния, и что в ходьбе нашей собаки мы имеем дело с изуродованными влияниями этого рода.

Опыты над корковым слоем полушарий

41. Опыты над серою корою полушарий начались не ранее, как с 1870 г., со времени знаменитого открытия Фрича и Гитцига в Германии, показавшего, что у всех позвоночных, начиная с лягушки, на поверхности полушарий есть определенные

---

* Нужно, однако, заметить, что эта проба еще не указывает на отсутствие вкуса, потому что не было испробовано до операции, брезгала ли собака собачьим мясом.

места, электрическое раздражение которых вызывает сокращение в определенных мышцах костного скелета. В этом открытии лежал столь явный намек на функциональную раздельность различных точек мозговой коры, что в последовавшем затем многочисленном ряде исследований на первое место стали ставить решение вопроса, не приурочены ли к различным местам мозговой поверхности, и именно к определенным извилинам мозга, определенные функции движений, чувствования, влияний на железы, развития тепла и пр. К опытам электрического раздражения вскоре присоединились опыты экстирпации серого вещества, и в конце концов последний прием стал господствующим, потому что, давая возможность наблюдать выпадение функций (вследствие удаления предполагаемых специальных центров), он служил в то же время проверочным средством для данных электрического раздражения (как эффектов возбуждения предполагаемых специальных центров). Опыты эти в скором времени приобрели важное значение для мозговой патологии человека; поэтому, с целью приблизить опытные данные на животных к патологическим наблюдениям на человеке, в круг исследуемых животных включили обезьяну. Таким образом, за последние 20 лет возникло учение о функциях гемисферных центров, главными представителями которого следует назвать Гитцига и Мунка в Германии, Феррье в Англии и Лючиани в Италии. Здесь не место вдаваться в подробное описание опытов различных исследователей этой школы, тем более, что относительно подробностей существуют еще многочисленные разноречия между ними. Целесообразнее будет ограничиться такими данными, относительно которых достигнуто уже согласие между защитниками «локализации функций в мозговой коре», и противниками этого учения, в его резкой форме, к числу которых принадлежит на первом месте Гольтц. В этом смысле, в новом учении, за 20 лет его существования, можно отметить два главных пункта: 1) установление двигательных функций за поверхностью передних мозговых долей и 2) установление функций зрения и слуха за поверх-

ностью затылочных и височных долей. Нужно, впрочем, заметить, что все эти пункты получили твердое значение лишь благодаря опытам Гольтца над крупными долями мозга; оттого я и привел их раньше опытов над гемисферными центрами.

Опыты над корковым слоем передних долей мозга

42. Места на поверхности мозга собаки*, дающие при электрическом раздражении сокращения в тех или других мышцах костного скелета, а после экстирпации — расстройства движения в тех же мышцах, определены Гитцигом и приведены на прилагаемом при сем рисунке (рис. 7). Между ними особенно важно заметить места для мышц конечностей, так как на этих частях тела наблюдать выпадение функций движения и кожного чувствования всего удобнее. — Места для передних ног лежат в окружности крестовидной борозды (sulcus cruciatus), а точки для задних конечностей кзади от нее. Раздражение производится по вскрытии durae matris приложением проволочных электродов к поверхности мозга. Действуют или одиночными замыканиями батарейных токов или рядом индукционных ударов, но всегда токами слабыми, которые только что начинают действовать. В обоих случаях получаются обыкновенно летучие координированные движения, прекращающиеся несмотря на продолжение тетанизации, и появляющиеся иногда вновь, вслед за прекращением тетанизации. Другими словами, эффект раздражения получается сходный с тем, который наблюдается при раздражении кожных нервов на лягушке, т. е. когда возбуждение передается мышце через посредство центров.

При усилении раздражения возбуждение распространяется на большее и большее число мышц (вследствие ветвления тока) и движения получают тетанический характер. Вслед за электрической пробой тот же участок мозговой коры экстирпируется, и животное начинают наблюдать тотчас же, потому что эффекты операции здесь несравненно слабее, чем в опытах Гольтца с удалением крупных частей. В течение 1-го же часа они

* Мы будем приводить опыты лишь над собакой и обезьяной, как животными, более близкими к человеку.

сказываются обыкновенно парэтическими явлениями тех самых членов, мышцы которых возбуждались при раздражении, а также притуплением кожной чувствительности (резче тактильной, чем болевой) и признаками потери мышечного чувства. С течением времени все эти симптомы постепенно ослабевают до полного почти исчезновения — остается позже всего некоторая неловкость в управлении движениями члена, — и тем скорее, чем меньше величина поранения. Другими словами, *экстирпация частей мозговой поверхности с одной стороны дает* (в отношении конечностей!) *в несколько уменьшенном размере тот же в сущности комплекс симптомов, как и удаление передних долей с одной стороны в опытах Гольтца.* — То, что замечается в опытах над корою в период восстановления функций, во втором случае падает на период стационарных изменений. При этом нужно заметить, что вообще в деле выпадения функций экстирпация дает больше, чем электрическое раздражение в деле возбуждения. — Если, например, при электрической пробе данный участок влияет на мышцы передней ноги, то экстирпация его влияет не только на эту ногу, но и на заднюю конечность той же стороны.

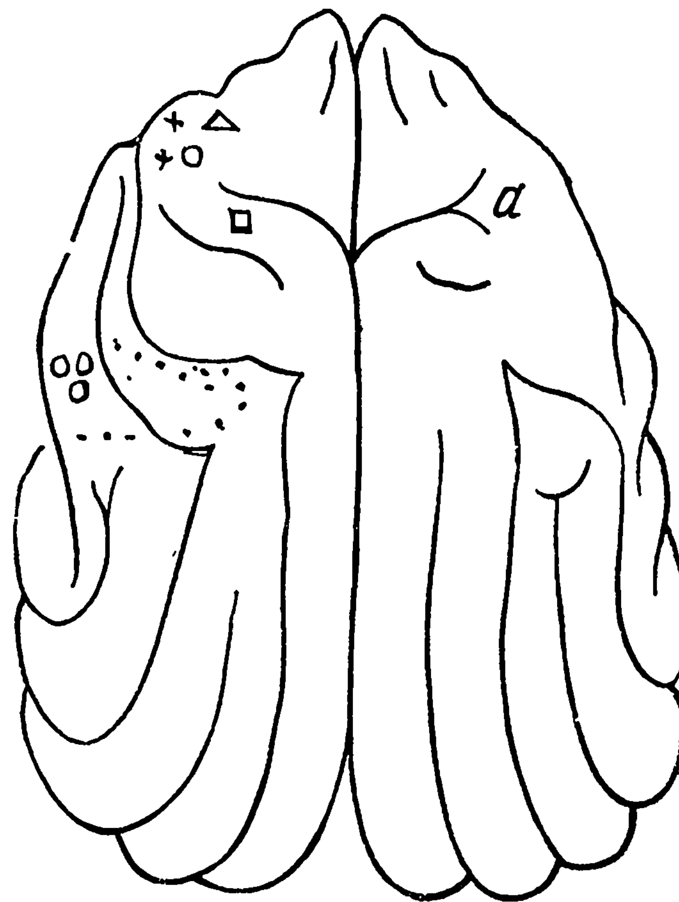


Рис. 7. Электровозбудимые сферы на поверхности собачьего мозга (сверху, по Гитцигу)
△ — мышцы скелета; + — мышцы передних конечностей; □ — мышцы задних конечностей; ○ — мышцы, иннервируемые личным нервом; · — прямые мышцы глаза; *a* — sulcus cruciatus.

В виде примера приведу один опыт над собакой из протоколов Лючиани.

Вскрытый участок мозговой поверхности слева дает при электрической пробе движения только в передней правой ноге. Через час после экстирпации этого самого участка, собака на ходу ставит переднюю пра-

вую ногу на пол не подошвой, а спиной. При стоянии держит ее вытянутой кнутри и кзади. На следующий день во время спокойного стояния животного берут поочередно обе ноги правой и левой стороны, поднимают их и стараются опрокинуть собаку на бок — опрокидывание на правую сторону удается значительно легче, чем на левую. Затем собаку ставят на стол таким образом, чтобы одна из ног висела за краем стола; такое положение правой передней ноги животное оставляет без внимания; правую заднюю выводит из этого положения менее быстро, чем левую заднюю; а последнюю, равно как левую переднюю, тотчас же ставит из-за края на стол.

На 4-е сутки после экстирпации. — Ноги правой стороны можно привести насильственно в вытянутое положение, и животное выносит это, несмотря на неудобство такого положения; слева же сделать это невозможно — собака тотчас же приводит ноги из неестественного положения в нормальное *. Животному завязывают оба глаза — сорвать повязку с глаз собака усиливается исключительно левой передней ногой.

Через 13 дней после операции легкие парэтические признаки справа еще заметны.

Рядом с пробами на движения исследовалась чувствительность кожи — на боль булавочными уколами и индукционными токами (причем сравнительной мерой служило отстояние катушек), на осязание внезапным прикосновением, щекотанием рукою или кистью. Всего больше оказалась притупленною осязательная способность, и не только в правой передней ноге, но чуть не во всей правой половине тела. Изменения эти держались все время, пока замечалось расстройство движений.

У обезьяны участки мозговой коры, дающие при электрическом раздражении движения в конечностях, лежат по обе стороны так называемой Роландовой борозды (также sulcus centralis) в передней и задней центральной извилине. Экстирпация этих участков с одной стороны дает парэтические явления движения и притупление кожной чувствительности на противоположной стороне тела. Картина явлений в сущности та же, что на собаке.

Ради примера, привожу один из опытов Лючиани.

---

* Равнодушное отношение животных к искусственно произведенному неестественному положению членов считается признаком потери мышечного чувства.

У обезьяны (Macacus cynomolgus) вскрыт в теменной области слева участок центральных извилин по обе стороны Роландовой борозды. Электрические пробы в разных точках участка дали: движение в правой задней ноге; движение в обеих задних ногах и движение в правой руке.

Через полчаса после экстирпации вскрытого участка обезьяна поднялась на ноги; правая рука ослаблена, пальцы правой ноги согнуты. Действовать руками правой стороны при взлезании по цепи вверх и при спускании вниз не может. Взять переднею правою рукою кусок сахара не в состоянии, если держать левую руку. На прикосновение и легкие болевые влияния правые конечности не реагируют.

На следующий день явления те же. При ходьбе волочит конечности правой стороны, переднюю больше, чем заднюю; не обращает внимания, если привести их в какое-либо неудобное положение.

На 7-й день после операции обезьяна все еще не умеет схватывать переднею правою рукою цепь и кусок сахара. Затем наступает некоторое улучшение и на 14-й день животное уже употребляет в дело правую руку при спускании по цепи вниз, хотя все еще неловко. Кожная чувствительность справа восстановилась.

Затем животному сделана совершенно такая же экстирпация центральных извилин справа. Предварительные электрические пробы дали движения в руке и ноге левой стороны.

Вскоре после экстирпации животное встало на ноги и ходит, волоча преимущественно конечности левой стороны. Кусок хлеба схватывает слабо *левою рукою* и с трудом подносит ко рту.

Через 2 дня после операции немного волочит при ходьбе левую заднюю ногу. Кусок сахара берет и теперь *левою рукою*; но если ее удержать, то схватывает, хотя и с большим трудом, правою.

Затем состояние животного стало ухудшаться и через 3 дня последовала смерть...

Этот пример я привел с целью показать разницу эффектов удаления симметричных частей гемисфер с обеих сторон, когда удаляются маленькие участки мозговой коры или, как в опытах Гольтца, большие доли мозга. В последнем случае, как мы видели выше (и как выражается об этом сам Гольтц), удаление симметричной доли дает несравненно больше, чем простое суммирование двух разносторонних, но равнозначных поранений, и отсюда Гольтц совершенно справедливо делает вывод, что в незначительности симптомов одностороннего удаления замешано функциональное замещение потерян-

ных частей частями симметричными. Здесь же удаление симметричных участков коры дает никак не больше, чем простое суммирование эффектов двух разносторонних поранений; следовательно, о восстановлении функций, при односторонних поранениях коры, путем заместительства потерянного симметричными участками нетронутой гемисферы и речи быть не может. Если бы такое заместительство существовало, то в приведенном нами примере электрическое раздражение центральных извилин справа, при второй операции, должно было бы дать движение не только в ногах противоположной стороны, но и на стороне поранения, потому что 2-я операция была сделана в период, когда животное уже видимо оправилось от первой операции слева, когда, следовательно, центральные извилины правой стороны могли уже заместить собою левые. А между тем подобных фактов (как и в приведенном примере) никогда не наблюдалось.

Значение описанных фактов

43. Переходя теперь к вопросу о значении описанных фактов, мы должны были бы в сущности решить следующие два вопроса: совпадают ли друг с другом те части гемисфер, на которые действует ток при раздражении и нож — при экстирпации; и представляют ли они собою гемисферные концы двигательных или чувствующих путей от кожи и мышц костного скелета. К сожалению, ни на тот ни на другой вопрос дать вполне удовлетворительный ответ невозможно, — по мере развития знаний вопросы эти не только не выясняются, но пока все более и более запутываются.

Так, в сравнительно недавнее еще время многие довольствовались, в отношении первого пункта, фактом *приблизительного* совпадения положительных и отрицательных эффектов возбуждения и экстирпации*, хотя и не умели объяснить, по-

* При этом упирали на то обстоятельство, что после экстирпации расстройства движения происходили, хотя и не исключительно, но преимущественно в тех мышцах, которые перед экстирпацией возбуждались электрическим током.

чему удаление данного участка коры дает обыкновенно, в виде отрицательных результатов, больше, чем возбуждение того же участка в виде положительных. Но в настоящее время уже известны факты очень резкого несовпадения эффектов обеих операций; — я разумею опыты Марика, подтвержденные в прошлом году Экснером и Панетом в Вене. — Круговым разрезом, идущим вглубь мозга на 6—7 мм, изолируется у собаки с той или другой стороны gyr. sigmoideus * (т. е. двигательный участок конечностей противоположной стороны) от всех соседних извилин. Разрез этот, падая на ассоциационные связи gyri sigmoidei, оставляет радиальные (проекционные) волокна извилины нетронутыми, и в этом убеждаются тотчас же после операции электрическими пробами: раздражение дает и теперь обычные движения в конечностях противоположной стороны. А между тем *расстройства движения и чувствования вслед за операцией изолирования получаются те же*, что после экстирпации gyri sigmoidei. Вначале — сильное притупление чувствительности; ослабленное сопротивление на пассивные движения; ставление ног на пол спинкой, а не подошвой; ступанье за край стола; наклонность поворачиваться в сторону операции и пр. Через недели или месяцы — следы тех же самых расстройств, в виде менее ловкого управления конечностями на стороне, противоположной месту поранения. При этом важно заметить, что последствия изолирования нисколько, или почти нисколько, не уступают в силе последствиям экстирпации.

Из этих опытов во всяком случае следует, что функции так называемых двигательных участков мозговой коры зависят не только от целости их радиальных связей с глубокими частями мозга (от целости соответственного участка проекционной системы Мейнерта), но также, и в такой же мере, от целости ассоциационных связей с прочими отделами соответствующей гемисферы.

* Разрез делается из-под pia mater для избежания кровотечения, делающего опыт нечистым.

Столь же труден для решения и другой вопрос (особенно после только что приведенных опытов), что́ собственно возбуждается и парализуется в опытах раздражения и экстирпации мозговой коры, — начала ли двигательных путей и концы чувствующих или только последние; — серое вещество или подлежащий волокнистый слой? Положительных ответов нельзя получить ни из характера двигательных реакций при электрическом возбуждении, ни из хода расстройств движения и чувствования после экстирпации. Реакция на раздражение поверхности мозга имеет, правда, сходство с возбуждением отраженного движения через посредство кожного нерва: но это может означать лишь то, что в обоих случаях возбуждается не сплошь волокнисто-нервный путь, как, например, в случае раздражения двигательного нерва, а путь, прерванный нервными центрами. Двигательный же путь из гемисфер не может быть без таких перерывов; их необходимо допустить даже для крайнего случая в этом отношении, именно даже для пирамидальных путей Флексига у человека, ибо и этот путь во всяком случае должен перерываться клетками в спинном мозгу, из которых родятся волокна передних корешков. Что касается до хода расстройства движения и чувствования (кожного и мышечного), то в этом отношении известно следующее.

1) Нет случая разрушения какого-либо из (так называемых) двигательных участков мозговой коры, который не сопровождался бы расстройствами чувствования (Лючиани).

2) Оба ряда изменений идут по силе рядом: резко выраженные в начале и приписываемые тогда сильному раздражению, причиненному операцией, они постепенно ослабевают до полного почти уничтожения.

3) Не вполне совпадая, может быть, друг с другом по границам распространения (Лючиани), они бывают, однако, всего сильнее выражены в соответственных частях тела. — Так, если двигательное расстройство замечается, например, в передней конечности правой стороны, то там же выражено всего резче и притупление мышечной и кожной чувствительности.

4) В период наиболее полного восстановления функций, расстройства движений в форме неловкого владения членами, правда, с виду переживают анэстетические симптомы; но это еще не значит, что расстройство чувствования в самом деле исчезло — слабые изменения чувствительности определять гораздо труднее, чем такие же расстройства движения. — Тем более, что, по словам Гольтца, последние, при разрушении передних долей гемисфер, нельзя объяснять параличами мышц. Чем же объяснить их тогда, как не расстройством чувствования, координирующего движения?

Не существует ли, однако, косвенных средств разъединить оба расстройства друг от друга, с тем чтобы приурочить движение и кожно-мышечное чувствование к центрам разных порядков, лежащих лишь смешанно друг с другом в одних и тех же местах мозговой коры? Из попыток этого рода мне известна только опытная попытка Лючиани. Приводя в пользу раздельности движения и кожно-мышечного чувствования мнение Трипье, что абсолютные параличи чувствования могут не сопровождаться расстройством движения, он упоминает о сделанных им самим опытах на собаке, которые дают совместное существование на одной и той же конечности кожной гиперестезии и расстройства движения, т. е. состояние прямо противоположное тому, которое приведено Трипье. Гиперестезию в ноге он производил половинной перерезкой спинного мозга на соответствующей стороне; а расстройство движения — экстирпацией gyri sigmoidei с противоположной. Думаю, однако, что этот опыт не доказателен. Лючиани как будто ждал, что гиперестезия от половинной перерезки спинного мозга должна компенсировать анестезию от удаления извилины. Но он не принял во внимание, что перерезка спинного мозга должна во всяком случае затруднить двигательную иннервацию соответствующей половины тела из головного мозга; следовательно, в опыте был повод скорее для усиления, чем для ослабления двигательного расстройства.

Итак, строго говоря, механизм происхождения движений

при электрическом раздражении мозговой коры и механизм расстройства их (равно как кожно-мышечного чувствования) при экстирпациях остаются еще не выясненными. Несомненно пока лишь следующее.

Насколько опыты над мозговою корою согласны по результатам с опытами Гольтца (над крупными долями), они доказывают вместе с последними, что координация так называемых произвольных движений падает, если не исключительно, то преимущественно на передние (лобные и теменные) доли полушарий, причем за корковым слоем этих отделов должно быть признано значение центральных частей соответствующих нервных снарядов.

Что же касается до распределения двигательных участков по мозговой поверхности, то говорить об этом в настоящее время можно лишь условно, отбросив в сторону находку Марика, подтвержденную Экснером. Если при этом придерживаться данных экстирпации (вследствие большего постоянства и определенности явлений, чем при электрическом раздражении) и считать главным расстройством то, которое остается дольше всех прочих, а из побочных — наименее важными те, которые проходят всего скорее, то графическая схема, предложенная Лючиани, окажется наиболее удобной, простой и соответствующей действительности (рис. 8).

В этой схеме границы области, дающей расстройства движения и кожно-мышечного чувства, обозначены точками и занимают все лобные и теменные доли. Крупные точки обозначают места наиболее сильных расстройств — те и другие лежат в окружности sulci cruciati, и отсюда, по мере удаления вперед, назад и вниз, убывают.

Но и за опытами электрического раздражения остается важное значение. Не говоря уже о том, что они во всяком случае представляют наглядное доказательство неоднородности частей гемисфер и послужили руководством к физиологическому изучению мозговой коры, в опытах этих есть следующая замечательная особенность. Всем исследователям без исключения

удавалось вызывать раздражением той или другой точки ограниченные движения в одной, много в двух, ногах, но ни одному не удавалось вызвать с поверхности гемисфер локомоции или даже локомоторной фазы. А между тем, по опытам Гольтца, экстирпация мозговых долей влияет не только на движения той или другой ноги в отдельности (например, при глодании

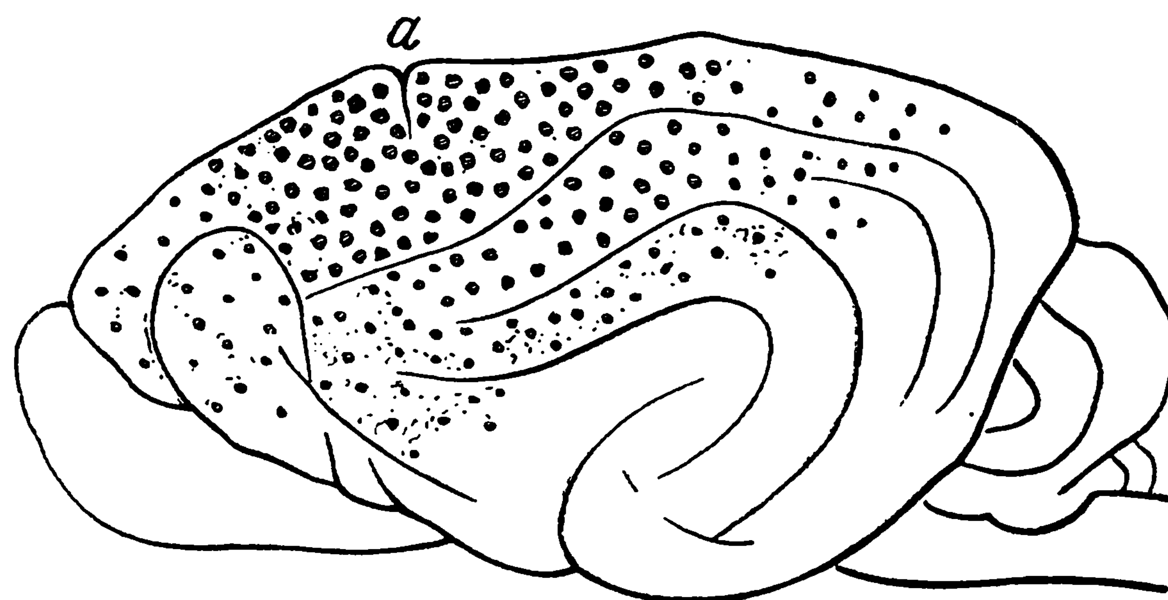


Рис. 8. Область двигательных параличей на поверхности собачьего мозга, по Лючиани

a — sulcus cruciatus

кости), но расстраивает деятельность этой ноги и во время локомоции. Первое до известной степени может быть объяснено тем, что мы с нашим электрическим раздражением не умеем воспроизводить те психомоторные импульсы, которыми локомоция пускается в ход. Но как объяснить второе? Неужели у собаки при ходьбе каждое движение ноги требует импульсов из гемисфер? Выше были приведены данные, заставляющие думать, что у этого животного, как у кролика, локомоция возможна и без полушарий.

Опыты над корковым слоем затылочных долей

44. Все исследователи согласны в том, что у собаки и обезьяны расстройства зрения получаются в наиболее резкой форме при экстирпации коры затылочных долей. Все согласны далее в том, что такие разрушения с одной стороны ведут к зрительным расстройствам в обоих глазах, производя как будто пара-

личи или полупараличи в половинах обеих сетчаток, на стороне поранения. Так, экстирпация слева дает расстройство в левых половинах сетчаток или, что то же, в правых половинах поля зрения обоих глаз, указывая таким образом, что гемисферные центры зрения для обеих половин глаз, правых и левых, лежат в разных половинах гемисфер. Разноречия между исследователями существуют лишь относительно формы расстройств, восстановимости функций и относительно границ центральной зрительной области, т. е. насколько она заходит за пределы затылочных долей. Наиболее определенные показания во всех этих отношениях принадлежат Мунку. Он принимает две формы расстройств: неосмысленное видение (Seelenblindheit) и слепоту, локализируя их даже в различные отделы коркового слоя. Слепоту при экстирпации коры с обеих сторон он считает полной и непреходящей. Границы центральной зрительной области не заходят, по его мнению, за пределы затылочных долей *. Работы позднейших исследователей (преимущественно Леба, Лючиани и Гитцига), направленные к проверке этих положений, внесли в учение Мунка следующие поправки.

К числу зрительных расстройств, кроме неосмысленного видения и признаков полной слепоты, следует отнести ослабление зрительной способности (amblyopia), когда признаки полной слепоты начинают рассеиваться. Если считать у животных способность ориентироваться на ходу в знакомых местах между крупными предметами, при неспособности избегать внезапные препятствия, признаками зрения, то полной непреходящей слепоты экстирпация коры затылочных долей не производит. Факт этот напоминает то, что было сказано о бессознательном зрении у кролика без гемисфер, по опытам Христиани, и стоит в то же время в согласии с выводами Гольтца

* Не упоминаю о подробном соотношении между разными сегментами сетчатки и коркового слоя по Мунку, потому что учение это явно несостоятельно.

в его опытах удаления задних долей на собаке. Последняя поправка касается границ распространения зрительных расстройств на поверхности мозга. У обезьяны границы эти очень мало заходят за пределы затылочной области (Лючиани); но у собаки на поверхности мозга, доступной опытам, почти нет места, разрушение которого не производило бы зрительных аномалий, с тою лишь разницею, что наиболее сильные и не-

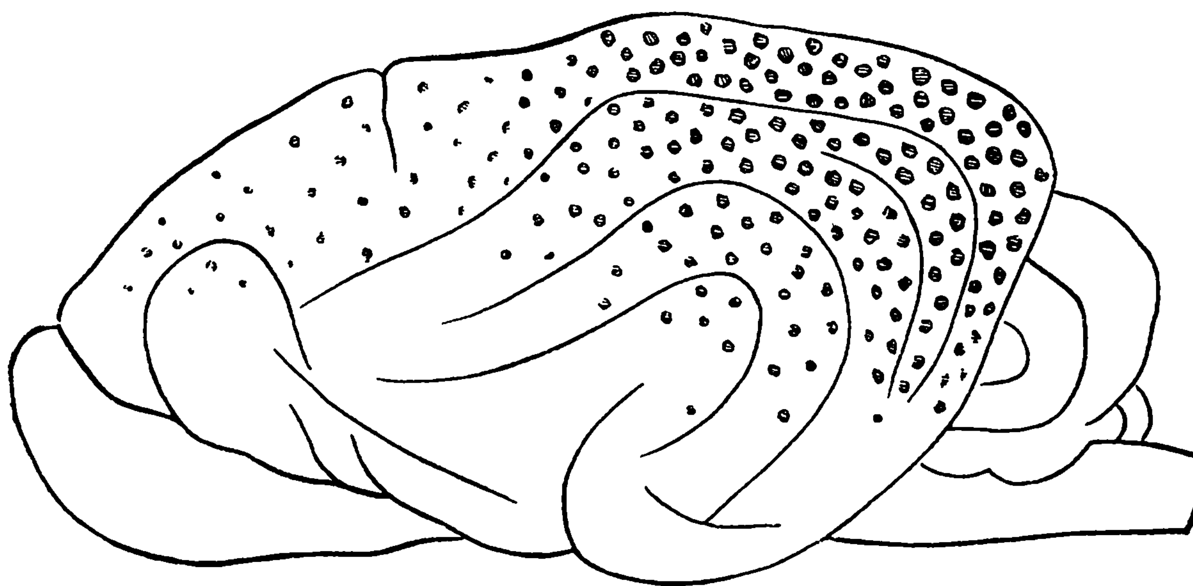


Рис. 9. Область зрительного центра на поверхности собачьего мозга, по Лючиани

преходящие расстройства получаются только из двух мест — затылочной области и из теменных долей, тогда как из разрушения лобных и височных долей расстройства имеют временной, скоропреходящий характер (Гитциг и Лючиани). Притом, во временных расстройствах сказывается очень сильно величина поранения, хотя она дает себя чувствовать и при экстирпации главных мест.

Результаты эти Лючиани изображает на воспроизводимой при сем графической схеме (рис. 9).

Точками обозначены места распространения зрительных расстройств на поверхности полушарий, а густотою расположения и величиною точек — различные степени силы.

Чтобы познакомить читателя с приемами наблюдать зрительные изменения, я приведу из протоколов Лючиани два случая — один на собаке, другой на обезьяне.

В глубоком наркозе вырезаны собаке с обеих сторон центральные части затылочных долей или центральные части зрительной области Мунка.

На следующий день собака медленно ходит по комнате, не натыкаясь на окружающие предметы. К угрожающим движениям перед глазами рукою и палкой остается равнодушна. При бросании корма на пол слышит звук и идет на него, но корм узнает, повидимому, обонянием.

В течение следующих 5 дней все признаки неосмысленного видения, при смотрении обоими глазами, исчезают — животное узнает корм зрением. Но стоит закрыть один из глаз, и отыскивание пищи становится затруднительным.

Затем той же собаке экстирпирована с обеих сторон вся зрительная затылочная сфера.

В течение двух недель после операции: признаки полной слепоты и притупления слуха. Прочие чувства целы. Слепота выражается в том, что на ходу в саду собака натыкается на всевозможные препятствия и не умеет различать в корме, состоящем из кусков мяса и пробки равной величины, съедобное от несъедобного.

Через две недели животное не натыкается в саду на изгородь, стену и пр., на смешанный корм реагирует попрежнему.

Еще через 20 дней слепота к корму уже не полная, но животное не умеет избегать непривычных внезапных препятствий, если, например, положить ему под ноги во время ходьбы доску.

Обезьяне (Macacus cynamolgus) экстирпирована в два приема вся зрительная сфера Мунка слева.

Через день после второй операции животное ест с большим аппетитом сушеные фиги и берет их преимущественно левою рукою. Проба на глаза в отдельности (когда закрыт тот или другой) дает тупость зрения в правом глазу. — Кусочки яблок прямо перед левым глазом она тотчас же видит и берет их рукою; а правым хотя и видит, но берет неловко, хватая чаще не яблоко, а руку дающего. Это состояние (amblyopia) рассеивается в течение последующих 4 дней; и животному вырезывается вся зрительная сфера справа.

После операции животное ест даваемые куски финика, но, повидимому, не видит их, потому что берет не прямо, а щупает руку дающего.

На следующий день. — Зрение явно существует, потому что обезьяна протягивает руки к подносимым кускам, но, вероятно, плохо фиксирует, потому что вытягивает руки дальше, чем следует. Подвешенные на нитке перед глазами куски фиг она сначала не замечает; но добравшись до руки дающего, находит нитку, а потом и корм. При закрытом левом глазе приближение предметов к правому глазу справа дает слепоту наружной половины сетчатки; подношение слева — притупление зрения в ле-

вой половине. Такие же пробы с левым глазом дают почти полную слепоту внутренней половины и притупление зрения в наружной половине. Другими словами, у животного: hemianopia bilateralis dextra (вследствие последней операции) и hemiamblyopia bilateralis sinistra.

В течение последующих трех дней признаки hemianopia значительно убывают. Еще через сутки проба со смешанным кормом (равной величины куски сушеных фиг и пробки) показывают неосмысленное видение: обезьяна берет без разбора то и другое и выбрасывает пробку, лишь положив ее в рот. Уничтожив в корме все съедобное, она тем не менее продолжает хватать пробку и подносить ко рту.

Более чем месяц спустя зрение стало несколько осмысленнее. В смешанном корму она выбирает преимущественно съедобное, хотя и ошибается.

В таком состоянии зрительная способность оставалась после последней пробы 5 месяцев без изменений.

Опыты над корковым слоем височных долей

45. Все исследователи согласны в том, что у собаки и обезьяны наиболее резкие расстройства слуха получаются из височных долей, и все признают, что они (как в сфере зрения) бывают двух родов: неосмысленное слышание (Seelentaubheit Мунка) и притупления слуха до полной глухоты. К этому нужно еще добавить, на основании опытов Лючиани, следующее. — Каждое ухо связано с обоими полушариями — сильнее с накрест лежащим, так что полная экстирпация с одной стороны расстраивает слух с обеих сторон, но сильнее на противоположной месту поранения. Полная глухота есть явление преходящее (как полная потеря зрения при экстирпации зрительной области), а неосмысленное слышание — остающееся. У собаки границы слуховых расстройств заходят за пределы височных долей — кверху в теменные, кзади в затылочные (Лючиани). Отношения эти воспроизведены на прилагаемой графической схеме (рис. 10 и 11).

Пример *. Собаке вырезан корковый слой височной доли слева.

На другой день. — На звучание камертона около левого уха реагирует левой ушной раковиной, а справа нет.

---

* Из него я выпущу все, касающееся зрения.

В последующие три дня. — Реакция на камертон та же. Левым ухом слышит при завязанных глазах шум падения корма на пол и поворачивается то вправо, то влево, но чаще влево.

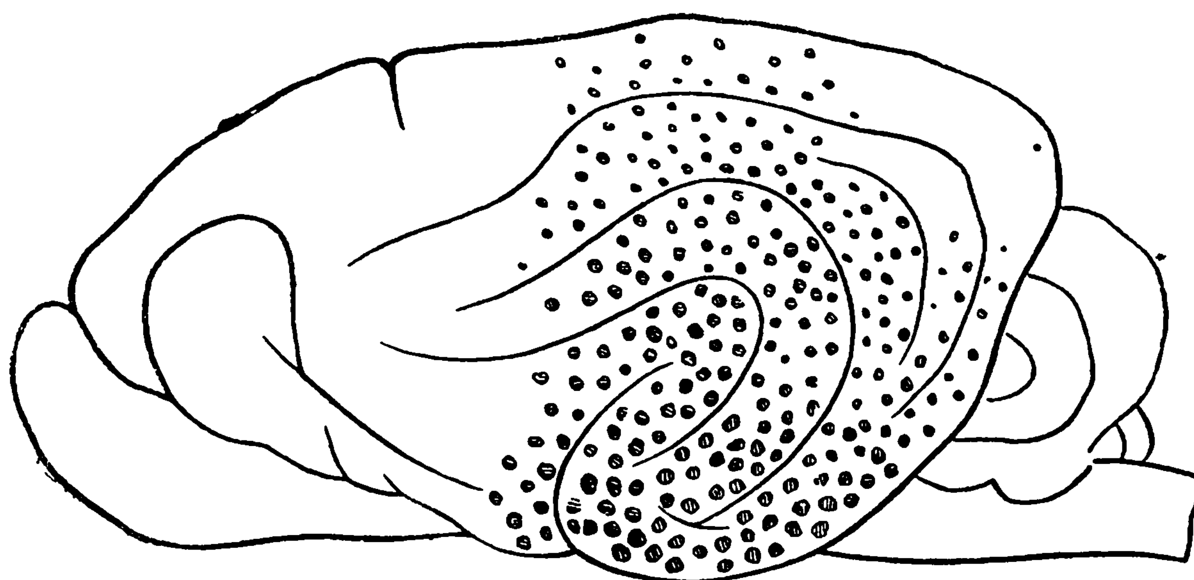


Рис. 10. Область слухового центра у собаки, по Лючиани

Затем явления начинают мало-помалу ослабевать и через 13 дней после операции исчезают.

После этого такая же операция произведена справа.

В последующие два дня. — Глухота на оба уха к звучанию камертона. Если же дрожащей ножкой последнего дотронуться до волос уха

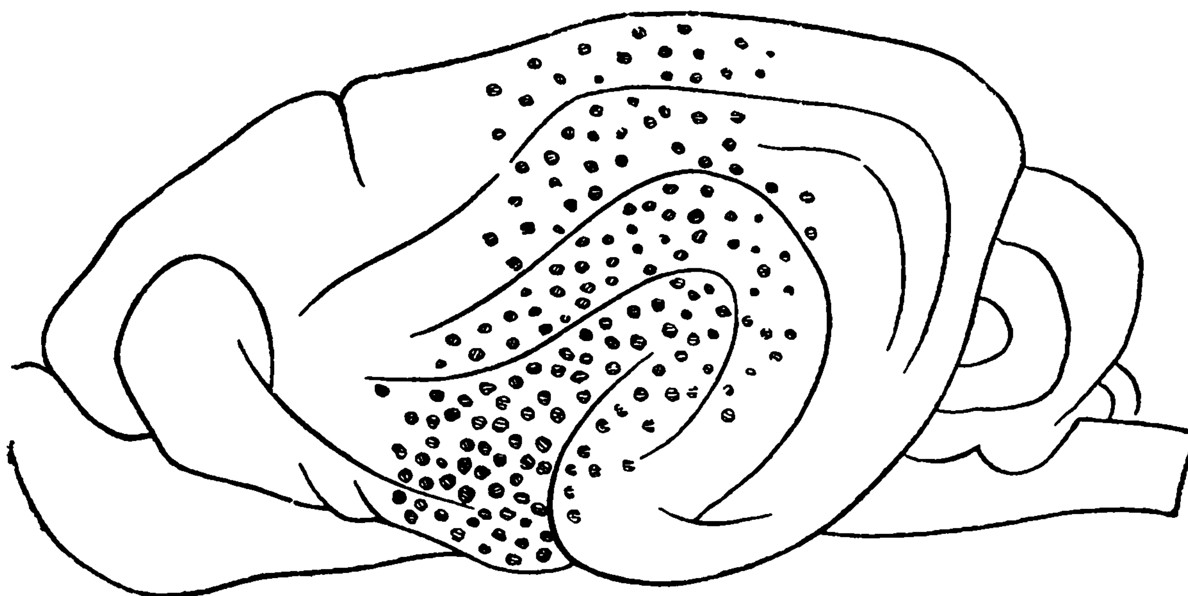


Рис. 11. Область обонятельного центра у собаки, по Лючиани

с той или другой стороны, то происходит известное последствие щекотанья — встряхивание. Сильные внезапные звуки не вызывают реакций даже в то время, как животное спит.

На третий день собака с завязанными глазами уже различает шум падающего корма на пол — справа лучше, чем слева. В первом случае и корм находит легче, чем во втором. После нескольких таких опытов собака уже дожидается повторения их с настороженными ушами.

Через 14 дней после второй операции слух, повидимому, восстановился с обеих сторон, потому что животное слышит обоими ушами шорох падения самых маленьких кусочков корма на пол.

Через несколько месяцев этой же собаке были удалены в два приема с той и другой стороны части (опять корковый слой!) затылочных и теменных долей, входящие в состав слуховой области (соответственно приведенной выше схеме); и когда болезненные последствия последней операции миновали, наблюдения производились в течение 3 месяцев. Общие результаты наблюдений имели такой вид.

Животное, повидимому, не обращает внимания и не понимает ничего, что вокруг него происходит. Остается одинаково равнодушным и к ласковому зову, и к угрожающему крику, и даже к пистолетному выстрелу над ухом; а между тем при покое, в тишине, на легкий шорох поднимает голову. С виду собака слепа на оба глаза, потому что не реагирует даже на внезапное освещение глаза сильным светом; а между тем в саду она очень редко натыкается на предметы и сама умеет находить дорогу из сада домой в свой привычный угол. Со скамейки, вышиной в 28 см, спрыгнуть она не решается, но с высоты в 10 см, дающей животному возможность опустить голову вниз и коснуться мордой до пола, она слезает. Обоняние сохранилось настолько, что собака чует, когда в комнату вносят чашку с мясным отваром, и начинает делать обыкновенные движения нюханья.

Словом, соответственно разрушению всей зрительной и слуховой сферы, у животного в период стационарных изменений остались только: неосмысленное видение и слышание.

Общие выводы из опытов над затылочными и височными долями сделать нетрудно — они соответствуют тому, что было сейчас сказано в конце приведенного примера.

В мозговой коре затылочных и височных долей должны лежать у высших позвоночных преимущественно, но не исключительно, те центральные образования, с деятельностью которых связано осмысленное видение и слышание, или, как говорят некоторые, — *места, где происходит переработка зрительных и слуховых ощущений в зрительные и слуховые представления.*

Патологические наблюдения на человеке

46. В деле изучения функций полушарий физиологический опыт на животном имеет то важное преимущество над патологическим наблюдением на человеке, что все главные условия, от которых зависит и там и здесь наблюдаемый ряд изменяющихся (во времени) явлений, именно время, место и величина разрушения мозгового вещества, даны в первом случае наперед и всегда настолько определенно, что могут быть воспроизводимы, при повторении опытов, приблизительно в одном и том же виде любое число раз, притом с проверкой прижизненных явлений фактами вскрытия. Другими словами, животное, подвергнутое физиологическому опыту, представляет со стороны условий происхождения функциональных аномалий то, что в медицинской практике называют «чистым патологическим случаем». В мозговой же патологии человека подобные случаи составляют не правило, а скорее исключение. Но, с другой стороны, патологические наблюдения на человеке имеют громадное преимущество над опытами на животных во всем, что касается расстройств в чисто субъективной сфере и в области сенсомоторных актов — во всем, что касается сознательного чувствования вообще и связи его с движениями. Поэтому наблюдения обоего рода в сущности дополняют друг друга.

В отношении тех функциональных расстройств, которые можно считать аналогичными для человека и высших позвоночных, физиологический опыт на животном дает, так сказать, норму явлений, или по крайней мере шаблон для сравнения. Там же, где главным фактором в наблюдаемой функциональной аномалии является изменение сознательного чувствования, наблюдение на человеке дает, наоборот, ключ к явлениям на животном. Но затем мозговая патология человека представляет и такие случаи, которые не встречаются и встречаться не могут на животных; — таковы, например, расстройства в сфере речи. Эти драгоценные наблюдения стоят совсем особняком.

Сначала я приведу факты, считающиеся аналогичными для животных и человека.

Двигательные участки мозговой коры

47. Из них, по наибольшему согласию показаний различных исследователей, следует поставить на первое место факт существования в мозговой коре человека участков, разрушение которых дает параличи в мышцах костного скелета. Места эти лежат, как у обезьяны, по обе стороны Роландовой или центральной борозды, занимая передние и задние центральные извилины, вместе с так называемым lobulus paracentralis. Сюда же причисляют некоторые соседнюю часть 3-й лобной извилины. Разрушение коры в сфере означенного участка с одной стороны дает обыкновенно двигательные параличи в противоположной половине тела, но не в виде преходящих явлений, останавливающихся на степени слабых парэтических симптомов, а в форме настоящих непреходящих параличей. Феррье первый обратил внимание на такую разницу в силе эффектов у человека и животных, показав, что параличные явления бывают выражены всего слабее на собаке, сильнее на обезьяне и всего сильнее на человеке. Лючиани подтвердил это наблюдение и думал объяснить его тем, что для собаки, вследствие более слабого развития ее гемисфер, существует вообще более шансов, чем для обезьяны (и особенно для человека), на заместительство удаленных гемисферных центров центрами передних мозговых узлов. Но опыты Гольтца, в которых вместе с передними долями полушарий иногда удалялась значительная часть передних узлов, прямо говорят против такого толкования. — Факт можно было бы скорее объяснить тем, что у человека, в отличие от животных, одна гемисфера не может замещать другую в двигательном отношении *, потому что во всех доселе известных случаях (правда, очень

* Как это ни странно, ввиду того, что неперекрещивающаяся часть пирамидального пути соединяет каждую гемисферу с соответствующей половиной тела.

редких) отсутствия одной из гемисфер у человека при жизни были констатированы двигательные параличи в противоположной половине тела.

Что касается до вопроса о смысле параличных явлений гемисферного происхождения, то для человека он стоит в одном отношении выгоднее, чем тот же вопрос для животных. Именно у человека пирамидальный путь, родящийся в спинном мозгу, прослежен вплоть до центральных извилин полушарий с их ближайшей окружностью: следовательно, здесь можно было бы думать с большею уверенностью, чем на животных, что разрушению центральных извилин соответствует разрушение начала произвольнодвигательного пути с каждой стороны. Но если факт окончания пирамидального пути в центральные извилины способствует, таким образом, разъяснению вопроса о механизме гемисферных двигательных параличей, то он же приводит физиолога к следующей совершенно непостижимой загадке.

Из того, что разрушение двигательных участков не только ведет к уничтожению произвольных движений в руке и ноге, но также делает невозможным участие парализованных членов в акте ходьбы, следует заключить, что пирамидальный путь у человека представляет *единственный путь для двигательных импульсов к мышцам, все равно идет ли дело о произвольном движении того или другого члена в отдельности или о сочетании их движений в акте ходьбы.* Если же принять последнее, то выходит, что у человека, в противность тому, что известно для лягушки, птиц и кролика и что в высшей степени вероятно также для собаки, ни в продолговатом мозгу, ни в средних частях головного мозга, нет ничего подобного центральным образованиям нервного локомоторного снаряда; потому что, по Флексигу, пирамидальный путь у человека, выйдя из мозговой коры, минует все центральные образования среднего и заднего мозга и тянется в виде непрерывных волокнистых пучков вплоть до окончания в спинном мозгу. Другими словами, физиологу пришлось бы принять, что у человека

механизм координации нервных импульсов в акт ходьбы лежит целиком в гемисферах *. До тех пор, пока эта загадка не разрешена, вопрос о значении гемисферных параличей остается темным.

Зрительный центр мозговой коры

48. Другой факт, не столь твердо установленный, как предыдущий, но во всяком случае аналогичный с тем, что встречается на животных, касается положения и свойств зрительного центра мозговой коры. Уже 5 лет тому назад Лючиани и Серпилли удалось выбрать из клинического материала 12 случаев чистой hemianopiae bilateralis dextrae sen senistrae при нормальности глазного дна, из которых в пяти анатомические изменения ограничивались исключительно затылочной областью той или другой стороны, а в остальных семи область эта была поражена вместе с другими, где притом вскрытие не показало никаких данных для предположения, что при жизни существовало давление на tractus optici. Известны, правда, на человеке и случаи таких зрительных расстройств, которые, будучи сходны с потерей осмысленного видения на животных, сопровождались изменениями не в затылочной области, а в лобных и теменных долях; но не нужно забывать, что и на животных зрительные расстройства связаны с затылочными долями главным, а не исключительным образом.

Еще менее твердо установлено для человека распределение на поверхности мозга центров кожной и мышечной чувствительности. Одни исследователи (например, Трипье, Лючиани, Серпилли и Лисса) локализируют первые из них (центры кожного чувствования) в двигательные участки (центры мышечного чувства Лючиани помещает особо в переднюю и заднюю теменные извилины); а другие отрицают постоянство совпадения расстройств движения и кожного чувствования, и между

* Локализировать этот механизм в спинной мозг значило бы впасть в другую трудность. — Явился бы вопрос, почему у людей с гемисферными параличами невозможна рефлекторная локомоция при посредстве нетронутого спинного мозга.

такими исследователями стоит авторитетное в подобных вопросах имя Шарко.

49. Из расстройств, наблюдаемых специально на человеке, особенного внимания заслуживают четыре формы, известные под именем *афазии* и *аграфии*, *глухоты к словам* и *слепоты к письменным словесным знакам*. В первом случае теряется или расстраивается способность облекать мысли в слова, т. е. артикулированные звуки; во втором случае — способность выражать их письменными знаками. В последних же двух формах утрачивается способность понимать слышимое и написанное. Страдания эти характеризуются далее тем, что первые две формы, имея место, повидимому, в двигательной сфере, могут, однако, существовать при полном отсутствии параличей в нервно-мышечных снарядах, действующих во время произнесения и писания слов, а другие два вида страдания — при полном отсутствии признаков общей глухоты и слепоты. Последние две особенности уже ясно указывают, что причина расстройств лежит за пределами тех центральных образований, которые дают ощущения звука и света и служат началами для нервов, действующих во время произнесения и писания слов. Поэтому глухоту и слепоту к словам можно рассматривать, как частные случаи неосмысленного видения и слышания, а для первых двух форм искать объяснения в расстройстве деятельности тех центров, которые координируют движения разнообразных мышц в акты речи и писания. Если, однако, вдуматься в то, каким образом приобретается искусство говорить и писать, и чтó, собственно, следует разуметь под «пониманием видимого и слышимого», то легко заметить, что причина страданий может лежать также в психической сфере. — В самом деле, понимание видимого и слышимого предполагает существование ассоциаций между известными представлениями и соответствующими им звуковыми или графическими знаками; а искусство говорить и писать предполагает существование ассоциаций между следами этих самых звуковых или графических знаков в памяти и производящими те и другие сложными

рядами движений. — Стоит только выпасть одному из условий, поддерживающих существование таких ассоциаций, и страдание должно тотчас же выразиться невозможностью их воспроизведения. Наблюдения и оправдывают такое предположение. Глухота к словам почти всегда идет рядом с слепотою к словам (Экснер); кроме того, известны случаи афазии и аграфии, в которых причина расстройства лежит, повидимому, в полной утрате памяти к звуковым и графическим образам: сказанное слово больной может тотчас же повторить или написать, но тотчас же потом забывает его.

Итак, в афазии и аграфии, в глухоте и слепоте к словам мы имеем, несомненно, случаи расстройств: или в сфере координирующих центров, или в так называемой психомоторной области, или, наконец, в чисто психической сфере. А между тем в настоящее время можно считать твердо установленным, что анатомическая причина расстройств лежит обыкновенно в левой гемисфере (средним числом почти в 15 раз чаще слева, чем справа), занимая преимущественно заднюю часть нижней лобной извилины, соседнюю с Сильвиевой бороздой, две первые височные извилины, и заходя отсюда иногда в теменную область. Локализацию страдания в одной гемисфере, несмотря на то, что мышцы, участвующие в акте речи, расположены симметрично с обеих сторон, объясняют тем, что у человека правая половина тела работает обыкновенно больше левой, поэтому левая половина полушарий должна быть вообще больше напрактикована в деятельностях, чем правая. Как доказательство приводят факты совпадения на левшах афазии с анатомическими изменениями в правой гемисфере, а также случаи на детях-афазиках, которые, потеряв способность говорить, принуждены были учиться этому искусству вновь и малопомалу приобретали его.

Другая крайне любопытная сторона этих явлений заключается в следующем.

По способу развития сложные движения, лежащие в основе уменья говорить и писать, ничем не отличаются от более про-

стых произвольных движений руки, ноги, рта и пр. — Те и другие суть движения заученные, привычные и являются обыкновенно вслед за каким-нибудь психическим побуждением или поводом, представляя и там и здесь случаи так называемых психомоторных актов. Ввиду этого обстоятельства и по аналогии с тем, что наблюдается в случаях афазии и аграфии, следовало бы ожидать приблизительно того же самого относительно движений рук и ног при разрушениях центральных извилин и lobuli paracentr.; а между тем в одном случае получается уничтожение только психомоторного акта без паралича, а в другом — настоящие параличи, не щадящие даже таких элементарных форм, как сгибание и разгибание члена.

У животных неосмысленность видения связана главным образом с разрушением в затылочной области и не имеет никакого отношения к височной. У человека затылочная область тоже считается преимущественным местом страдания при расстройствах зрения; а между тем здесь неосмысленность видения и слепота к словам связаны с анатомическими изменениями в лобных долях, теменных извилинах и в височной области.

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ РАЗДРАЖЕНИЯ ЧУВСТВУЮЩИХ НЕРВОВ НА МЫШЕЧНУЮ РАБОТУ ЧЕЛОВЕКА [31]

1. Предлагаемое исследование было предпринято с намерением изучить на человеке (на мне самом) внешние условия отдыха рабочих органов, утомленных непрерывной деятельностью. При этом я исходил из следующих соображений. Непрерывная, машинообразно правильная работа дыхательных мышц как при покое тела, так и при колебаниях дыхательной деятельности (сто́ит лишь вспомнить крайний случай подобных колебаний после перерезки обоих vagi, причем движения продолжаются тем не менее с машинообразной правильностью) указывает путь, следуя которому можно было бы проще всего достичь решения поставленной задачи. Дыхательные движения неустанны и неутомляемость их зависит, весьма вероятно, от того, что минимальное утомление работающего органа, возникающее при каждом вдыхании, всегда уничтожается при последующей фазе покоя. Другими словами, для работы без устали необходимо совершенно определенное соотношение между факторами работы (частотой и силой движений, а также величиной преодолеваемых препятствий) и продолжительностью периодов покоя. Освежающее влияние периодов покоя остается для дыхания, правда, недоказанным, но мы имеем другой пример, где значение этого влияния несомненно, — я разумею ходьбу человека с грузом или без него. Здесь каждой значительной разнице в нагрузке, наверное, соответствует определенное изменение ритма и объема движений ног, а вместе с тем изменение периодов покоя; здесь, как и там (при дыха-

нии), машинообразно правильное продолжение движений совместимо лишь с соответствующими изменениями всех факторов работы; здесь, наконец, как и там, машинообразно правильное продолжение движений возможно лишь при автоматичности последних. К сожалению, ходьба столь же не подходит для предположенного исследования, как и дыхательные движения.

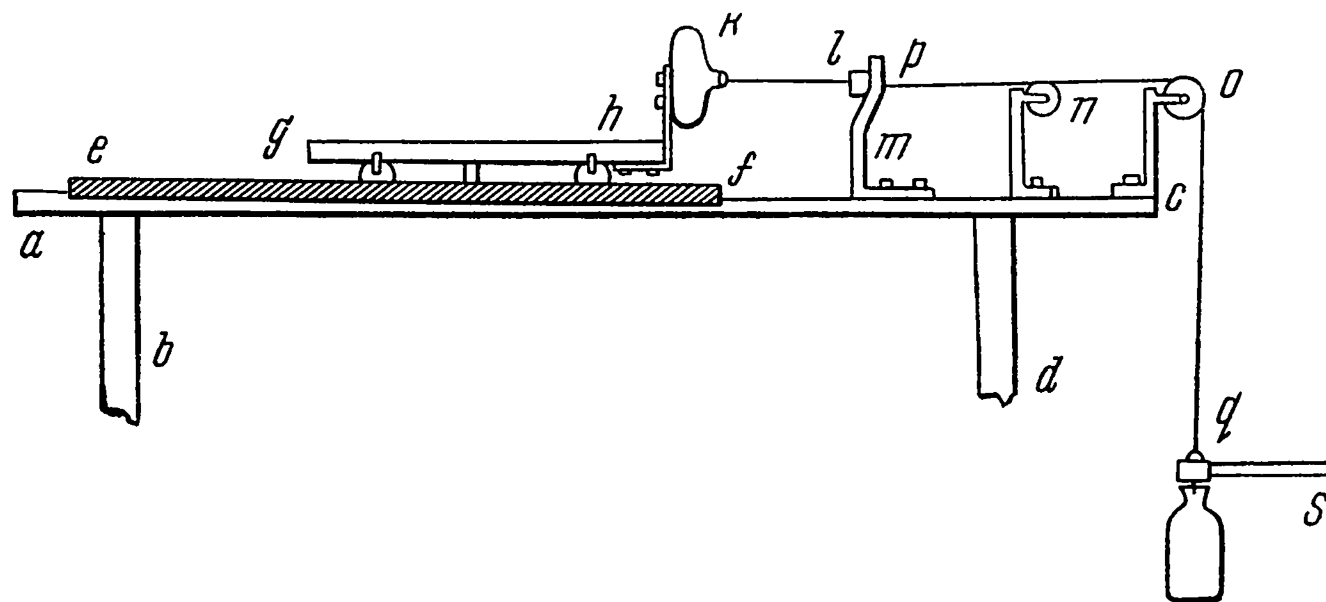


Рис. 1

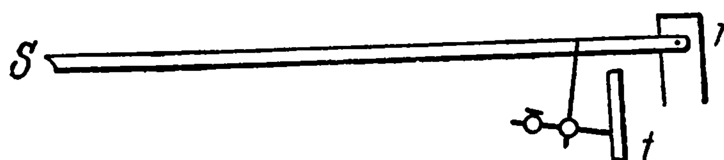


Рис. 2

Очевидно, что это исследование возможно лишь на какой-либо определенной, значительно меньшей группе мышц, которая допускала бы прямую графическую регистрацию ее работы и была бы способна на работу, длящуюся часами столь же правильно, как работа дыхания или ходьбы, и притом при различных нагрузках.

Наиболее подходящими к дыхательным движениям оказались пилящие движения руки при сидячем положении тела, так как они очень близки к дыхательным движениям по ритму и удовлетворяют всем остальным указанным условиям.

Прежде всего опишем употреблявшийся нами графический метод.

2. На прилагаемых схематических рисунках изображены все существенные части аппарата. На верхней доске *ac* (рис. 1) привинченного к тяжелому столу станка (*abcd*) помещены два рельса *fe*, между которыми сделана длинная вырезка для направляющего штифта катающейся между рельсами взад и вперед желобовой платформы *gh*, на которую кладется предплечье работающей руки. Этим приспособлением обеспечивается неизменное направление движения, а также неизменное действие одной и той же группы мышц. Привинченная к платформе ручка *k* переходит в железный стержень *kl* с насаженным на него поперечным стерженьком *l*, составляющим вместе с двойной крепкой скобой *m* останавливающее приспособление. Шнур *pq*, привязанный к *l* и перекинутый через блоки *n* и *o*, передает движение платформы или, что все равно, движение руки рычагу *qSr* в 120 см длиной, нагружаемому разными тяжестями. Рычаг движется в вертикальной плоскости и переносит свои движения в уменьшенном масштабе (рис. 2) на закопченную стеклянную пластинку *t* в 40 см длиной. Оправа, в которую последняя вставлена, помещена на двигающейся между рельсами платформе, устроенной так же, как платформа, назначенная для предплечья. Так как, далее, мне необходимо было определять среднюю высоту подъемов, записываемых в течение часов, движение пластинки приходилось делать возможно медленным, но все же таким, чтобы ни один подъем не пропадал. Этого я достиг следующим образом. Если в простых стенных часах со спускающимся грузом укорачивать маятник, не меняя самого груза, то получится все более быстрый, но довольно равномерный спуск последнего; эту вертикальную тягу легко превратить в горизонтальную. На рис. 3 схематически изображен нижний конец часовой цепи с грузом при наивысшем положении последнего; *r* — блок, изменяющий направление тяги; он, очевидно, должен быть настолько вставлен вовнутрь сделанного из крепкой проволоки четырехугольника, чтобы нить от крючка *h*, перекинутая через него, оставалась постоянно вертикальной при спуске

груза; тогда тяга в течение часов остается неизменной. Расстояние между *r* и *p* должно соответствовать длине стеклянной пластинки. Моя стеклянная пластинка передвигалась приблизительно на 2 см в 5 мин.; а так как я обыкновенно производил 20 подъемов в минуту, то на 1 мм приходилось 5 укорочений (подъемов) и столько же удлинений. Сначала аппарат был построен для движений только одной руки; впоследствии выяснилась необходимость приспособить его для обеих рук; теперь миограф состоит (рис. 4) из двух половин, устроенных вышеописанным образом (с двумя отдельными рычагами и одной общей стеклянной пластинкой) и сходящихся кпереди под острым углом (приблизительно в 30°), — последнее потому, что избранные для опыта пилящие движения у меня легче всего происходят под углом 75° к фронтальной плоскости тела. В *A* помещено сиденье для экспериментатора.

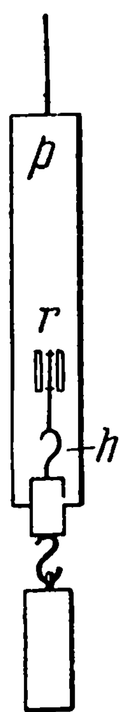


Рис. 3

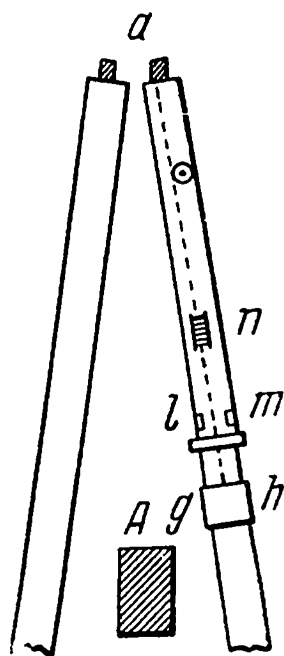


Рис. 4

3. *Предварительные опыты.* Мне предстояла непрерывная, продолжающаяся часами работа при различной нагрузке, а потому я был принужден взять для опытов сравнительно небольшие тяжести; с другой стороны, сила и скорость мышечных сокращений должны были оставаться постоянными как при каждом отдельном опыте, так и при нескольких сравниваемых между собой, а потому я с самого начала при выборе формы движений натолкнулся на следующее затруднение. Введенный способ намеренно максимальной тяги при относительно (в сравнении с примененной мускульной силой) тяжелой нагрузке в нашем случае не годился, так как нам надо было работать с сравнительно малыми тяжестями и так как очень трудно и утомительно удерживать, так сказать, в сознании каждое отдельное движение, когда их надо совершать тысячи.

С другой стороны, нельзя было предсказать, что избранные пилящие движения руки окажутся такими же автоматическими и правильными, как движения при ходьбе. Во всяком случае мне приходилось учиться этим движениям. К счастью, обучение это оказалось не таким трудным, как я сначала думал. Стоит только при попытках этого рода прислушиваться к ударам метронома, считая их и пытаясь приспособить к ним движения руки, так чтобы начало и конец каждого двойного дви-

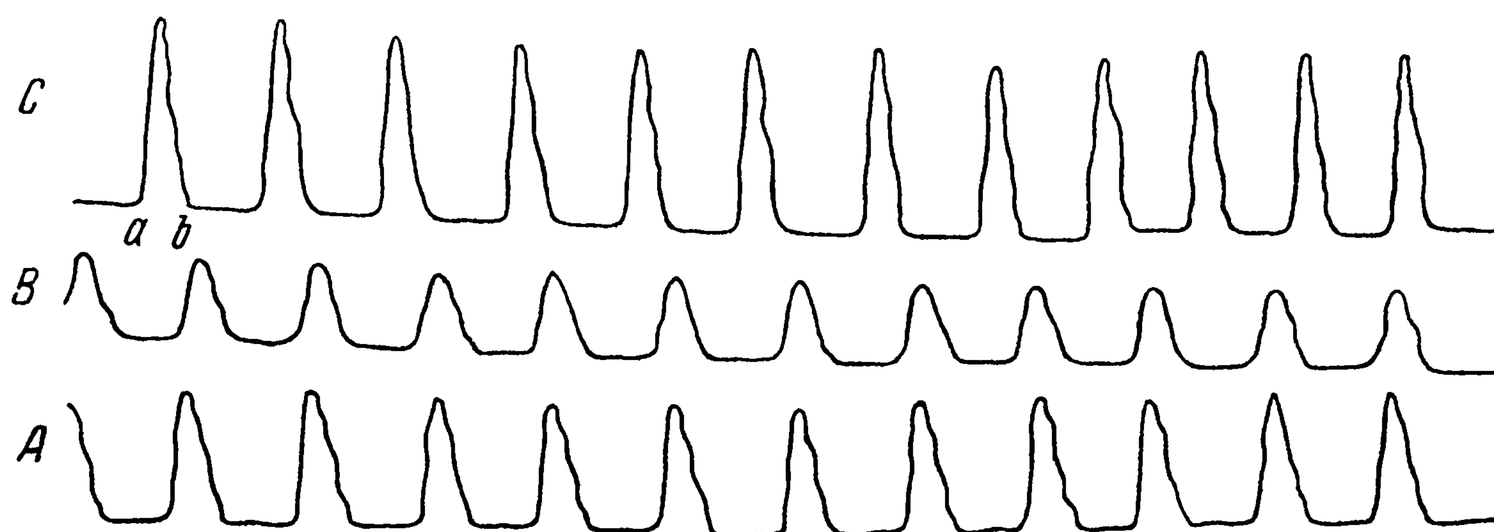


Рис. 5

жения (туда и назад) совпадали с этими ударами, — и этот простой акустико-двигательный ряд можно изучить гораздо быстрее, чем выучить наизусть песню или басню; а раз это достигнуто, то по миограмме видно, что при прочих равных условиях подъемы при одинаковой высоте одинаково круто (т. е. с одной скоростью) идут вверх, и промежутки покоя тоже приблизительно равны между собой. Это легко понять, если подумать о том, с какой быстротой и точностью в оркестре при разыгрывании хорошо изученной пьесы движения рук, например, скрипачей, следуют за движениями руки дирижера.

Привожу в пример три прилагаемых миограммы (рис. 5) одного опыта, в котором движения моей руки записывались на вертящемся барабане (притом так, что я не мог видеть записи) в три различных периода работы, именно до наступления утомления *A*, после наступления последнего *B* и к тому времени, когда автоматические движения были усилены раздражением чувствующих нервов *C* (об этом см. дальше). Во всех

трех случаях (как и во всех описанных дальше опытах) удлинения руки непосредственно следуют за ее укорочением (как вдыхание и выдыхание при дыхательных движениях) и притом так, что начало каждого укорочения и конец каждого удлинения совпадают с двумя следующими друг за другом ударами; поэтому расстояние ab, а также периоды покоя, всюду равны между собой. Далее видно (при B), что утомление связано с значительным понижением движений. Странно, что это изменение ощущается как ускорение темпа ударов.

После того как я приобрел вышеупомянутое искусство, надо было еще найти наиболее выгодные условия ритма и нагрузки, при которых возможна была бы непрерывная работа в течение нескольких часов без утомления. При этом мной руководила аналогия с дыхательными движениями. Эти последние при мускульной работе ускоряются и по ощущению сопровождаются едва заметным усилием. Поэтому я остановился на 20 подъемах в минуту при нагрузке (около 1,4 кг), которая дает ощущение ясного, но очень легкого усилия.

4. Теперь началась самая скучная часть опыта — упражнение в продолжительной беспрерывной работе *, — и так как я не мог надолго превращать себя в машину, то я попутно занялся решением довольно важного в практическом отношении вопроса — об относительной действительности разных способов отдохновения утомленных мышц. Упражнение дало мне под конец возможность производить без утомления 4-часовую работу (4800 подъемов), побочные же опыты, а именно сравнение двух способов отдыха утомленной руки посредством временного прекращения работы и посредством передачи работы на столько же времени другой руке, дали совершенно неожиданный результат. С этих пор моя работа, так сказать, раздвоилась, и я посвящал свое время то дальнейшему проведению предположенного общего плана, то использованию неожиданной находки. В заключение первое осталось неокончен-

* Иногда однообразие движений действовало даже как гипноз — нападал сон, причем высота подъемов значительно уменьшалась.

ным, когда второе уже пришло к концу. Все дальнейшее в этой статье относится уже исключительно к неожиданной находке; и если я, несмотря на это, говорил так много о прежнем, оставленном в стороне плане и о возможном его выполнении, то это потому, что необходимо было описать метод исследования, а он был основан на общем плане.

Однако, прежде чем перейти к новому предмету, я позволю себе привести две миограммы непрерывной работы без утомления. Более длинная (рис. 6) относится к работе в течение 70 мин. с нагрузкой 700 г при 30 подъемах в минуту, стало быть содержит 2100 подъемов; во второй (рис. 7) отдельно приведены 3 различные стадии вышеупомянутой 4-часовой работы при нагрузке в 1,365 кг и 20 подъемах в минуту, а именно: последняя 1/4 первого часа, последние 3 мин. третьего и 20 мин. четвертого часа. Обе миограммы, как мне кажется, достаточно ясно показывают отсутствие уста-

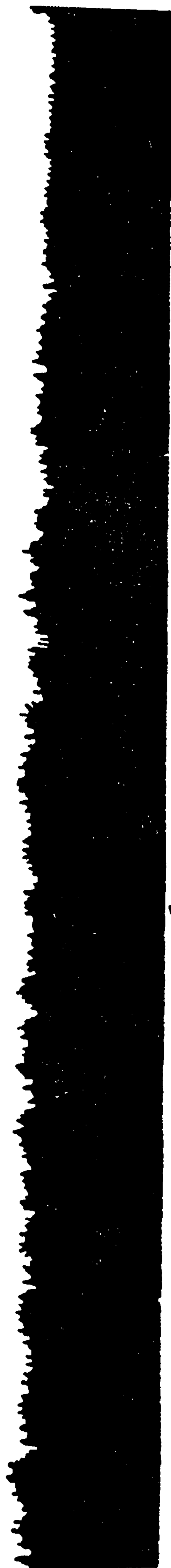


Рис. 6



Рис. 7

лости и постоянство автоматического движения при неизменных условиях, хотя и возможно, что как в той, так и в другой ожидание скорого окончания скучной работы усиливало движение независимо от воли: в обоих случаях к концу опыта ординаты несколько повышаются.

5. Во всех опытах, которые я теперь буду описывать, постоянное уменьшение высоты подъемов является доказательством наступающей усталости (что подтверждается и ощущением этой усталости) и, наоборот, каждое увеличение высоты, продолжающееся некоторое время, есть признак отдыха. Во всех опытах (за тремя исключениями) я пользовался автоматическими движениями. Утомляющая работа соответствовала постоянно (за двумя исключениями) нагрузке около 3,4 кг при 20 подъемах в минуту.

Упомянутый выше опыт, давший неожиданный результат, состоял в следующем. Сначала работала правая рука до утомления; затем следовал период отдыха в 5 мин. (т. е. перерыв работы); затем правая рука опять работала до утомления, после чего следовал второй период отдыха для правой руки, в течение которого левая рука работала 5 мин., затем тотчас начинала работать правая рука в третий раз. Одним словом, я сравнивал на дважды утомленной руке результаты двух влияний — простого отдыха и отдыха такой же продолжительности, связанного с работой другой руки.

Когда я в первый раз начал этот опыт, я был очень удивлен, что моя левая рука работала значительно сильнее правой, хотя я не левша и притом перед этим несколько месяцев работал только правой рукой (правда, при слабой нагрузке), а стало быть она должна была сделаться сильнее. Мое удивление возросло еще более, когда выяснилось, что работа утомленной правой руки после работы левой стала гораздо сильнее, чем была после первого периода отдыха. К сожалению, этот ряд опытов был прерван путешествием; и когда я через несколько месяцев вернулся к работе, я был в другом положении относительно найденного мною результата: прежде не было никакой задней

мысли, а теперь я приступал к работе с естественным желанием найти подтверждение тому, о возможной важности чего я имел достаточно времени подумать. Другими словами, я подвергался опасности при повторении опыта подпасть самовнушению, тем более, что, как мне было известно, усталость, происходящая от продолжительного поднимания сравнительно легких грузов, нисколько не исключает возможности сильных произвольных движений. К счастью, я держался крепко за непредвзятость первого опыта и стал его повторять при каждом удобном случае, потому что скоро заметил два обстоятельства, уверившие меня, что я имею дело не с самообманом. Если продолжать автоматические движения до ясно выраженного чувства усталости в руке (для чего мне было достаточно 30 мин. непрерывной работы), причем ощущается как бы усиление сопротивления и замедление движений, то это состояние не проходит даже через 10 мин. отдыха, как это доказывают следующие затем движения руки. Если же период отдыха продолжается даже вдвое меньше, но при работе другой руки, то чувство усталости исчезает на несколько секунд совершенно, и в течение этих секунд рука работает с новой силой. Впрочем, это состояние повышенной работоспособности продолжается не более 1 мин., а затем опять падает тем быстрее, чем больше было предшествовавшее утомление. Еще доказательнее для изменения состояния утомленного органа (предшествующей работой другой руки) является второе из упомянутых обстоятельств, так как его, очевидно, нельзя было предвидеть, — я подразумеваю невольное стремление вместе с воспоследовавшим ростом подъемов ускорять темп движений — факт, на котором я себя несколько раз ловил, хотя не ожидал его заранее.

Как пример, приведу 5 миограмм (рис. 8), из которых 2 первые пары (C_1 и C_2, C_3 и C_4) показывают действие на утомленную правую руку простого отдыха и отдыха, соединенного с работой левой руки; миограмма C_5 показывает соответственное действие работы правой руки на работу утомленной левой.

Знаки *r.A*, *l.A* и «х» означают здесь, как и всюду дальше: работа правой руки, работа левой руки и отдых. Продолжи-

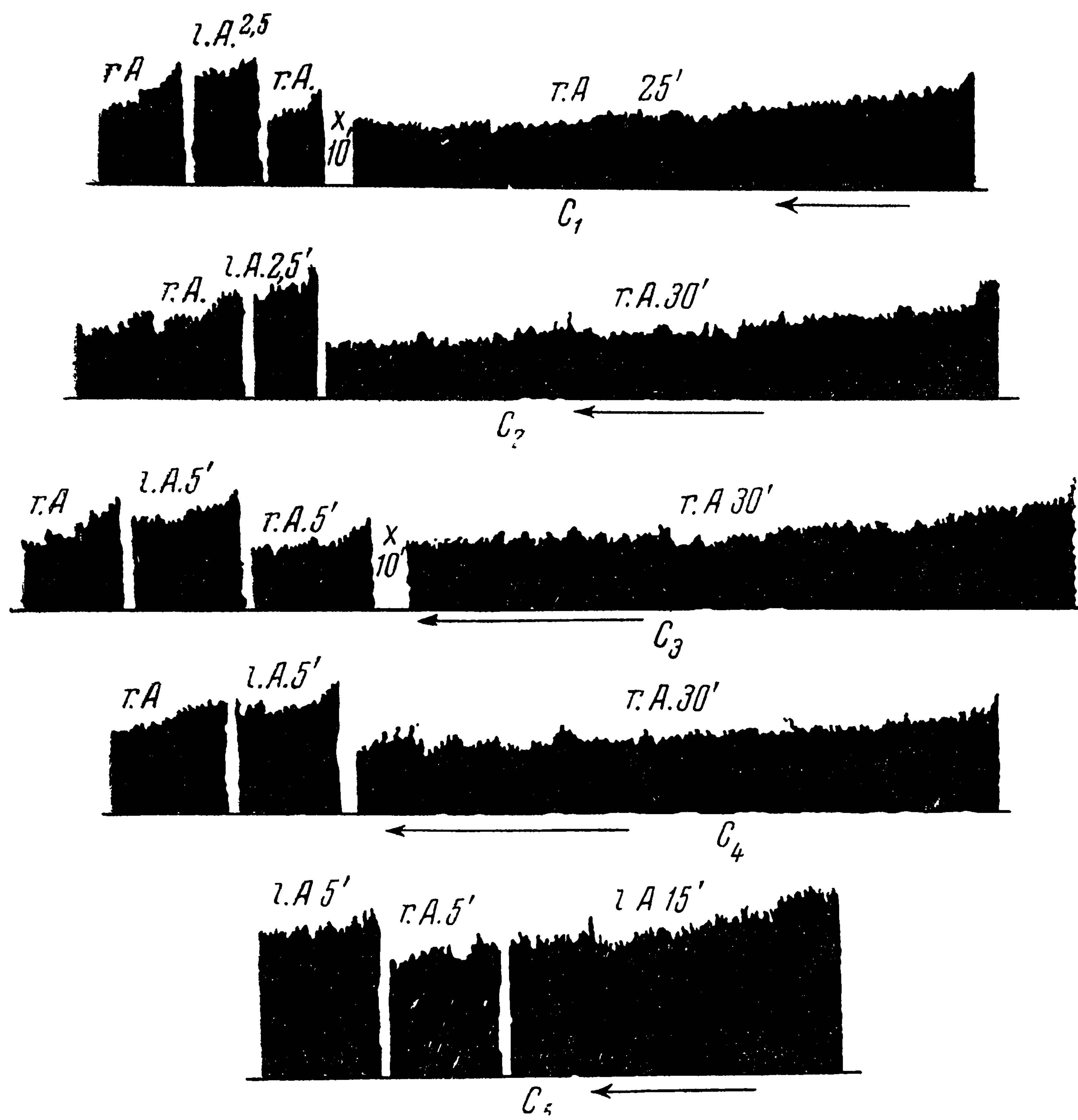


Рис. 8

тельность работы и отдыха здесь, как и всюду дальше, указана в минутах.

Я нарочно привел две первые пары миограмм, полученные в разные дни, как пример указанного влияния, так как они (также попарно) представляют поразительное сходство в ходе

постоянно появляющегося утомления правой руки. Возможно ли получить нарочно две такие картины, в особенности не видя, что штифт пишет на пластинке? Эти изображения являются доказательством того, что автоматическая работа и при усталости остается такой же машинно-равномерной. Миограмма C_5 показывает, насколько сильнее работала моя левая рука сравнительно с правой.

После того как я вышеуказанным, правда, чисто субъективным способом убедился в правильности своего наблюдения, дальнейший путь ведения опыта был ясен сам собой. Причиной временного приращения работоспособности утомленной руки могли быть только сопровождающие движение другой руки ощущения или, иначе сказать, раздражения нервной системы; поэтому при дальнейших опытах надо было прежде всего заменить это влияние однородными влияниями, исходящими из других частей тела, а затем испытать все возможные способы раздражения нервной системы. Из первых я выбрал работу ног, из необозримого множества последних — тетанизацию руки.

При работе ног я имел в виду не только дальнейшее доказательство уже найденного по другому способу, но и возможность узнать, нет ли чего-нибудь специфического в переходе возбуждения с одной стороны тела на другую. Работа обеих ног при подъеме тяжести состояла или в разгибании их в колене при сидячем положении тела или в сгибании их в тазобедренном суставе. Разумеется, эти движения производились во время периодов отдыха утомленной (правой) руки; регистрировать их, к сожалению, нельзя было, а потому время этой работы на приводимых миограммах ∂_1 и ∂_2 (рис. 9) падает на пустые промежутки с обозначением $r.B$ (правая нога) и $l.B$ (левая нога). Миограмма ∂_1 соответствует работе, произведенной разгибанием голени, а другая — работе, произведенной сгибанием бедра.

Из этих миограмм ясно, что работоспособность усталой руки повышается и работой ног (и вообще, как я убедился, всяким сильным движением тела). Положение же места воз-

буждения на одной и той же или на противоположной стороне тела не оказывает, повидимому, никакого влияния; то же самое относится и к опытам с тетанизацией, к которым я теперь перехожу.

6. Так как в описанных опытах утомляющая работа падала большей частью на правую руку, а уничтожающая утомление на левую, то и тетанизацию я приложил слева, а именно

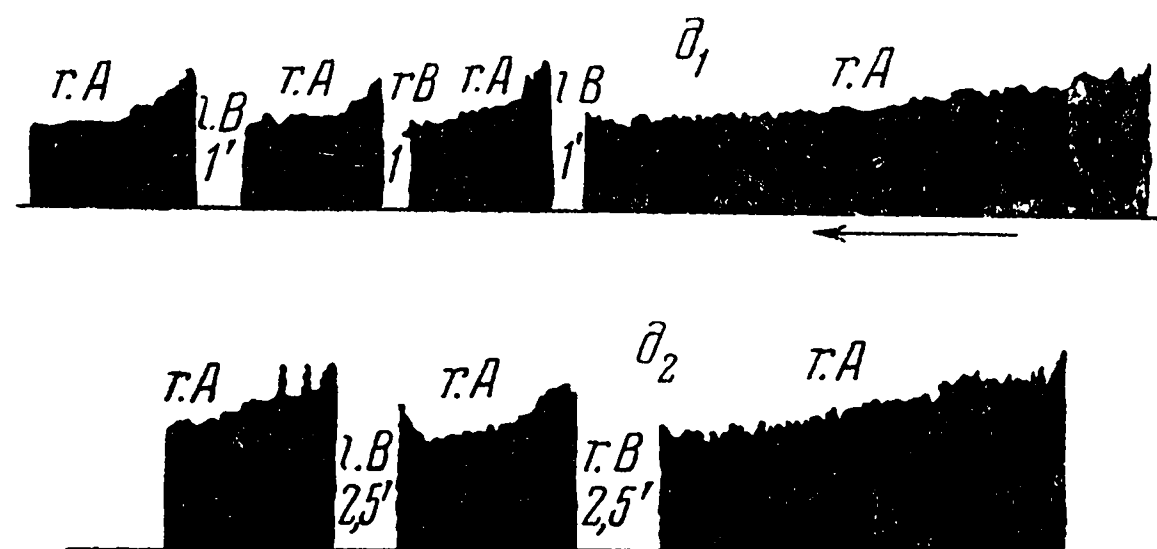


Рис. 9

к левой кисти руки; при этом одним электродом служила ручка левой платформы (для предплечья), захватываемая кистью, а другим — металлический браслет, который охватывал нижний конец предплечья. Ток не должен был возбуждать мышечные сокращения и усиливался только до получения в руке ощущения дрожания.

Мне надо было: 1) изучить действие тетанизации само по себе, т. е. без сравнения с другими способами возбуждения нервной системы; 2) и 3) сравнить действие тока с действием возбуждающей работы руки, resp. с действием полного покоя; 4) испытать действие тока одновременно с продолжающейся работой уставшей руки.

В относящихся сюда миограммах e_1, e_2 и e_3 (рис. 10) тетанизация падает на периоды отдыха уставшей руки, т. е. на пустые промежутки со знаком *St*, причем продолжительность тетанизирования указана в минутах. В миограммах e_4 и e_5 (рис. 10) тот же знак *St* означает начало тетанизации, а промежуток между *o* и *o* в e_5 соответствует прекращению раздражения.

Результаты этих опытов можно резюмировать так:

1) раздражение чувствительных нервов, сопровождающее тетанизацию, усиливает работоспособность утомленной руки (миограмма e_1);

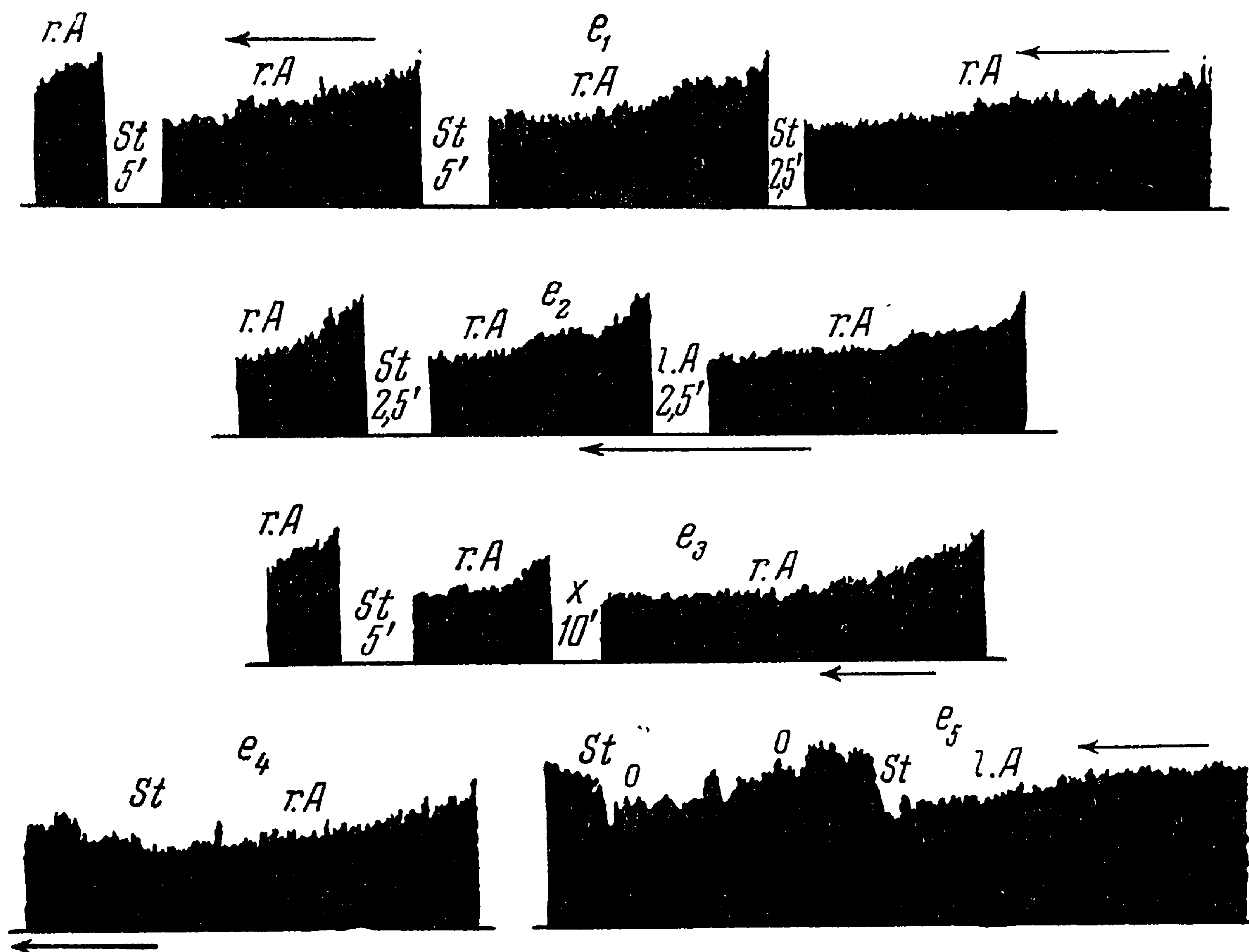


Рис. 10

2) это влияние, повидимому, подобно действию ощущений, сопровождающих движения членов (миограмма e_2);

3) тетанизация, подобно последним, действует гораздо сильнее простого отдыха (миограмма e_3); наконец,

4) усиление производится и током, действующим одновременно с работой усталой руки (миограммы e_4 и e_5).

В заключение привожу два опыта, доказывающие оба главных результата моего исследования — влияние возбуждения чувствительных нервов, сопровождающего работу членов, и эффект электрического раздражения.

Если наблюдаемое в описанных случаях повышение работоспособности происходит также при работе с такими большими тяжестями, которые требуют максимальных произвольных усилий и доводят усталость до полного изнеможения, то факт является доказанным.

Эти опыты были произведены с правой рукой очень сильного молодого мужчины и дали следующие миограммы (*M* и *S*, рис. 11).



Рис. 11

В *M* изнеможение правой руки, т. е. невозможность продолжать подъем, наступило после 83 подъемов; затем по порядку следовали: отдых около двух минут; опять работа правой руки до изнеможения; восстанавливающая работа левой руки, продолжавшаяся столько же времени, как и отдых; наконец, работа отдохнувшей правой руки.

В *S* электрическое возбуждение (левой руки) началось в момент наступившего изнеможения, и тотчас движения усилились (под первым знаком *St*), затем работа правой руки была минуты на две прекращена, а возбуждение продолжено (значок в пустом промежутке); после этого отдыха подъемы достигли максимального уровня, которого они достигали при начале опыта.

Правда, результаты моих опытов были известны лицу, производившему этот опыт; но так как ему при этом все время приходилось делать наибольшие усилия, то ясно, что не могло быть и речи о самовнушении.

Я мог бы, конечно, разнообразить до крайности опыты с электрическим раздражением (по отношению к роду, силе и продолжительности раздражения, а также по отношению к величине нагрузки, к роду работы и т. д.), но я пока довольствуюсь общим обзором явлений, так как уже он дает возможность привести последние к общей точке зрения, а именно:

a) последействие раздражений чувствительных нервов, когда эти раздражения действуют на нервную систему во время отдыха утомленного органа;

b) воздействие тех же (электрических) возбудителей во время работы утомленного органа и

c) происходящее при этом исчезновение чувства усталости.

ad a) Если исходить из опытов, в которых раздражения действуют во время покоя утомленного органа, но ничем не выражаются, пока орган остается недеятельным, то невольно приходишь (относительно 1-го пункта) к заключению, что действие состоит в заряжении энергией нервных центров; и это понимание фактов, повидимому, совершенно уместно, так как оно по своей общности не предполагает ничего определенного относительно происходящего процесса (о котором мы, действительно, ничего определенного не знаем: усиливают ли приходящие извне раздражения тѐ импульсы, которые действуют на двигательные центры, или, может быть, они повышают раздражаемость этих центров), поскольку мы вправе рассматривать упоминаемый работающий орган как машину.

ad b) Та же точка зрения может быть распространена и на случаи (пункт b), в которых искусственное (электрическое) возбуждение нервной системы происходит одновременно с работой органа; тогда его действие состоит в повышении траты энергии утомленного органа, что было бы невозможно без притока энергии извне.

ad c) У человека из ежедневного опыта известны два состояния нервной системы, обозначаемых названиями *приподнятого и подавленного настроения* и выражающихся, между прочим, живостью или медлительностью движений. Очевидно, можно

рассматривать эти состояния вместе с сопровождающими их ощущениями как признаки увеличенного или уменьшенного запаса энергии в центральной нервной системе — первое потому, что причиной приподнятого настроения часто бывают внешние влияния на нервную систему, а последнее потому, что чувство усталости, сопровождающее подавленное настроение, имеет много общего с тем, которое сопровождает утомительные работы. Если принять эту последнюю аналогию за вероятную, то становится ясным, с одной стороны, чувство усталости как знак пониженного запаса энергии, а с другой, — исчезновение этого чувства вследствие повышения работоспособности, resp. увеличение запаса энергии в центральной нервной системе ощущениями, притекающими к ней по чувствующим нервам. Вспомним для большего убеждения в вероятности только что сказанного о действии музыки на уставших от маршировки солдат или о бодрящем и оживляющем действии пения при работе.

Таким образом, главные результаты исследования оказалось возможным объяснить с одной и той же точки зрения, а именно с помощью понятия: *заряжение энергией нервных центров*.

В пользу этого объяснения можно в заключение привести еще следующее.

7. Уже давно мною опытным путем доказаны на лягушке следующие факты:

α) способность нервных центров суммировать чувствительные, поодиночке не действительные раздражения (индукционные удары, приложенные к седалищному нерву) до импульса, дающего движение, если эти раздражения достаточно часто следуют друг за другом *;

β) сильная тетанизация чувствительных нервов дает сильные двигательные последействия, состоящие в следующем: пока сильная тетанизация продолжается, движения угнетены,

* «Über die Elektr. u. chem. Reizung. d. sens. Nerven» u. s. w., Graz, 1868.

а как только раздражение прекращается, движения проявляются в усиленной степени *; и

γ) соответственный ряд явлений замечается на продолговатом мозгу лягушки, а именно сильное раздражение нерва подавляет гальванические знаки возникающих от времени до времени произвольно в продолговатом мозгу двигательных импульсов, а по прекращении раздражения эти последние вновь появляются в более сильной степени **.

Первый из этих фактов прямо доказывал способность нервной системы заряжаться энергией, как ни объясняй это явление, так как существенен только тот факт, что нервные центры играют роль аккумуляторов для поступающих в них раздражений.

Два последних факта говорят о том же, так как они могут означать только следующее: если раздражения, действующие на нервные центры, с получающимися из них импульсами не могут найти естественного выхода (в наших случаях и движение), то они накопляются в нервных центрах и выступают в усиленной степени, как только задержка исчезнет.

Ясно, что факты, приведенные под α и β, подобны тем, которые мне надо было объяснить выше.

8. Теперь мне остается еще опровергнуть одно возможное возражение.

Источник ощущения усталости помещают обыкновенно в работающие мышцы; я же помещаю его при вышеупомянутом объяснении его исчезновения исключительно в центральную нервную систему.

Для выяснения этого противоречия послужил следующий опыт.

Я работал рукой автоматически (т. е. не думая об экскурсиях руки) до появления ясно выраженного чувства усталости, а затем начал обращать внимание на каждую отдельную эк-

* Там же

** Galv. Erschein. an dem verl. Mark des Frosches, Pflüg. Arch., Bd. 27, 1882.



Рис. 12

скурсию, стараясь делать ее возможно большей. Чувство утомления исчезло при этом мгновенно и не появлялось вновь во все время работы, хотя я беспрерывно работал таким способом в течение 1 часа (1200 подъемов). Это звучит парадоксально, но может быть легко объяснено. При постоянной работе в одном ритме более или менее быстрое появление чувства утомления зависит от соотношения между силой мышечных тяг и величиной преодолеваемых сопротивлений. Если последние велики сравнительно с первыми, то мышечные сокращения быстро уменьшаются, в противном же случае уменьшение долго остается незаметным. В нашем опыте в первой половине миограммы (рис. 12) соблюдено первое условие, во второй — второе. Далее, ясно, что так как во время обеих половин опыта работала одна и та же группа мышц, то чувство усталости, если бы его источник был в мышце, должно было бы скорее развиться во второй половине опыта, чем в первой, так как работа в это время продолжалась гораздо дольше и была интенсивнее. Но мы видим как раз обратное; значит, как в этом опыте так и в остальных, ему подобных (т. е. в опытах с автоматическими движениями), источник чувства утомления был не в мышцах, а в процессах, происходящих внутри нервных центров. Я этим, однако, не хочу сказать, чтобы мышцы вообще не участвовали в возникновении этого чувства. При тяжелых работах их участие несомненно; сказанное относится только к описанным в этом исследовании легким работам. Вышеописанным опытом я воспользовался также

для того, чтобы определить, происходит ли и при новых условиях возрастание работоспособности работавшей руки от перенесения работы на другую руку. Два последних ряда повышенных ординат с обычными знаками *l.A* и *r.A* дали на этот вопрос утвердительный ответ. Впрочем опыт в этой форме я произвел только один раз.

В заключение позволю себе еще следующее замечание. Электрическое раздражение нервов и мускулов потому было так плодотворно для изучения [описанных] явлений, что это раздражение можно было делать постоянным при любой силе его, т. е. можно было работать при каких угодно постоянных условиях. А потому, если бы когда-нибудь пришло время для миографического изучения двигательных результатов естественных раздражителей на человеке, то я думаю, что соответственных услуг можно ожидать скорее от автоматических, чем от произвольных движений, так как последние могут оставаться постоянными только при максимальных волевых импульсах и при этих условиях бывают менее чувствительны к внешним влияниям, чем более слабые автоматические движения.

ТЕЗЫ*

1. Если и существуют силы, свойственные исключительно растительному и животному организмам перед телами неорганическими, то силы эти действуют по столь же непреложным законам, как и неорганические силы.

2. Все движения, носящие в физиологии название произвольных, суть в строгом смысле рефлективные.

3. Самый общий характер нормальной деятельности головного мозга (поскольку она выражается движением) есть несоответствие между возбуждением и вызываемым им действием — движением.

4. Рефлекторная деятельность головного мозга обширнее, чем спинного.

5. Нервов, задерживающих движения, нет.

6. Животная клеточка, будучи единицей в анатомическом отношении, не имеет этого смысла в физиологическом: здесь она равна окружающей среде — межклеточному веществу.

7. На этом основании клеточная патология, в основе которой лежит физиологическая самостоятельность клеточки или по крайней мере гегемония ее над окружающей средою, как принцип, ложна. Учение это есть не более как крайняя ступень развития анатомического направления в патологии.

8. При настоящем состоянии естественных наук единственный возможный принцип патологии есть молекулярный.

---

* «Тезы» были приложены к диссертации И. М. Сеченова «Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения». См. примечание 3, стр. 914. — *Ред.*

ПРИЛОЖЕНИЯ



ОТ РЕДАКЦИИ

Первое — далеко не полное — двухтомное собрание сочинений И. М. Сеченова с приложением «Очерк рабочих движений человека» вышло в 1907—1908 гг.* История появления этого издания такова: в феврале 1906 г., через несколько месяцев после смерти И. М. Сеченова, Совет Московского университета принял решение увековечить память выдающегося физиолога изданием собрания его сочинений. Подготовка этого издания была поручена комиссии в составе М. А. Мензбира, Л. З. Мороховца и М. Н. Шатерникова, которым надлежало отобрать из огромного литературного наследства И. М. Сеченова сравнительно небольшое количество сочинений, так как рамки издания были ограничены двумя томами — общим объемом в 35 печ. листов. В предисловии к первому тому члены комиссии писали: «Ввиду того, что, с одной стороны, полное собрание трудов И. М. Сеченова значительно превысило бы определенный Советом объем издания и что, с другой стороны. И. М. неоднократно высказывался (как по отношению к себе, так и по отношению к другим) против перепечатывания в посмертных изданиях всего когда-либо опубликованного тем или иным автором, — комиссия, приступив к исполнению возложенного на нее Советом поручения, прежде всего должна была определить те труды, которые имели быть включены в настоящее издание. Эта задача была облегчена комиссии самим И. М-чем,

* Собрание сочинений И. М. Сеченова — том I. Экспериментальные исследования. С портр. М., 1907; том II. Отдел первый. Статьи психологические. Отдел второй. Популярные очерки и статьи. С 2 портр. М., 1908. Изд. Императ. московского ун-та. — *Ред.*

собравшим и подготовившим к печати при жизни те из своих специальных работ, которые он желал бы поместить в посмертном издании. Эти работы, касающиеся физиологии центральной нервной системы, дыхания и газов крови, а также исследования над поглощением газов солеными растворами, были в свое время напечатаны большею частью на немецком языке. Все они переведены и отчасти переработаны для посмертного издания самим И. М-чем и включены комиссией в состав 1-го тома. Единственным добавлением, сделанным комиссией, является статья «К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека». Комиссия руководствовалась при этом тем соображением, что в означенной статье изложены методика и результаты последней экспериментальной работы И. М-ча. В качестве дополнения комиссия решила приложить к 1-му тому «Очерк рабочих движений человека», изданный под редакцией И. М-ча незадолго до его кончины.

Таким образом, содержание 1-го тома вполне соответствует, по мнению комиссии, воле и желанию Ивана Михайловича.

Что касается 2-го тома, то в его состав комиссией включены все психологические трактаты И. М-ча».

К сожалению, не сохранилось никаких документов, подробно освещающих работу самого И. М. Сеченова над подготовкой им посмертного издания своих сочинений. Единственным, пожалуй, подтверждением того, что он занимался этим, служит фраза, которой он начинает свою статью «К вопросу о выхождении CO_2 из крови при дыхании путем диффузии»: «Собирая и приводя в порядок для посмертного издания работы мои, разбросанные в разных периодических изданиях и сто́ящие сохранения, я нашел, что в работе «Угольная кислота крови» я просмотрел возможность доказать. . .» и т. д. (см. Собрание сочинений И. М. Сеченова — том первый, 1907, стр. 217). Содержание этого тома свидетельствует о крайней щепетильности И. М. Сеченова при отборе им сочинений для посмертного издания. В том вошло всего 11 работ. Примеча-

тельно, что из 10 экспериментальных работ, отобранных, со слов комиссии, самим И. М. Сеченовым, только три посвящены физиологии нервной системы, а именно: 1) «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга», 2) «Электрическое и химическое раздражение чувствующих спинномозговых нервов лягушки», 3) «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки». Остальные статьи относятся к проблеме газов крови.

Необходимо подчеркнуть, что весь ход развития экспериментальной физиологии за 50 лет после смерти И. М. Сеченова, и то огромное влияние, которое И. М. Сеченов оказал на работы в области физиологии нервной системы и прежде всего на работы И. П. Павлова и его школы, вызвали настоятельную потребность в изучении всех важнейших сочинений И. М. Сеченова по этому вопросу. Вот почему во второй том настоящего издания включены все наиболее значительные произведения И. М. Сеченова, посвященные экспериментальным поискам закономерностей и механизмов, характеризующих деятельность нервной системы.

После выхода в свет посмертного издания сочинений И. М. Сеченова работы его в течение долгого времени не переиздавались. Лишь в 1923 г. в серии «Популярная научная библиотека» были переизданы «Физиологические очерки» под редакцией, с примечанием и дополнением М. Н. Шатерникова и П. П. Лазарева. Через 12 лет, в 1935 г., в томе «Избранных трудов» И. М. Сеченова, выход которых был приурочен к XV международному физиологическому конгрессу, помещены были, кроме важнейших работ И. М. Сеченова о газах крови и фундаментальных работ философского и психологического характера («Рефлексы головного мозга», «Кому и как разработывать психологию», «Впечатления и действительность», «Элементы мысли»), те же сочинения по физиологии нервной системы, которые вошли в первый том посмертного издания 1907 г., и кроме того, «Замечания к статье «Торможение» С. И. Мельцера». В 1947 г. вышел под ред. В. М. Каганова том «Избранных фило-

софских и психологических произведений» (Госполитиздат). Это было первое комментированное издание трудов И. М. Сеченова. В этот том вошла в качестве приложения статья И. М. Сеченова: «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга». Позднее (1952) была выпущена под редакцией и с вступительной статьей Х. С. Коштоянца «Физиология нервных центров», которая после выхода ее в свет в 1891 г. ни разу не перепечатывалась. Наконец, в четырех сборниках «Физиология нервной системы», опубликованных в 1951—1953 гг. под ред. К. М. Быкова и содержавших избранные работы И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского, мы находим уже значительное число экспериментальных работ И. М. Сеченова, посвященных нервной системе. К сожалению, издание это не снабжено никакими комментариями, а представленные в нем сочинения И. М. Сеченова, разбросаны в разных томах и отнесены к различным разделам физиологии нервной системы.

Таким образом, до сего времени не появлялось еще ни одного собрания сочинений И. М. Сеченова, в котором все важнейшие его работы по физиологии нервной системы были бы сгруппированы и приведены в определенную систему так, чтобы читатель мог получить представление о последовательном ходе изысканий Сеченова в данной области, о преемственной связи отдельных работ, о пробелах, неизбежно возникавших в самых ранних исследованиях, и о все более и более зрелых усилиях напряженной исследовательской мысли И. М. Сеченова, искавшего и находившего в каждой последующей работе все более совершенные методические пути для решения сложных проблем нервной деятельности. Последовательно изучая вносимые И. М. Сеченовым оттенки в каждую новую работу, посвященную, казалось, уже выясненному вопросу, можно ясно представить себе всю неутомимость И. М. Сеченова, размах его творческих исканий и энергии, направленных на решение самых сложных вопросов физиологии нервной системы. В первую очередь это относится к вопросу о меха-

низме задерживающих влияний, глубоко заинтересовавшему И. М. Сеченова с первых шагов его вступления на путь физиологического исследования и не перестававшему возбуждать его интерес до самых последних дней жизни.

Учение И. М. Сеченова о торможении сформировалось не сразу. Взгляды его претерпевали определенные изменения под воздействием все новых и новых фактов, устанавливаемых им и его учениками в ходе экспериментов. Каждый этап этой, почти 40-летней, работы получал отражение в журнальных статьях, многие из которых были опубликованы Сеченовым на немецком и французском языках и ни разу еще не переводились на русский язык.

Составители настоящего издания поставили своей задачей познакомить читателя не только с крупными сочинениями И. М. Сеченова по вопросам физиологии нервной системы, но и с небольшими его статьями. В настоящий том включены 11 работ И. М. Сеченова, впервые переведенных на русский язык (переводчик — С. Г. Геллерштейн). Некоторые из них носят полемический характер и отражают споры, возникавшие по вопросам торможения в среде видных физиологов того времени. В свете возрастающего интереса к этой важнейшей проблеме современной физиологии нервной системы, обусловленного не только теоретической ее значимостью, но и широкими практическими перспективами, которые открывает для клинической медицины расширение и углубление наших представлений о природе явлений торможения, особенно важно изучить во всей полноте воззрения И. М. Сеченова на проблему торможения, как они развивались и кристаллизовались на протяжении десятков лет.

Во второй том включены также и ранние экспериментальные работы И. М. Сеченова, в частности, его диссертация, посвященная вопросам алкогольного опьянения, и его фундаментальная работа о животном электричестве, обзорный характер которой сочетается с постановкой новых для того времени вопросов. Работа эта дала толчок к развитию электрофизио-

логического направления и созданию школы русских электрофизиологов. В том II включена также классическая монография И. М. Сеченова «Физиология нервных центров» и статья «К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека», явившаяся первым экспериментальным и теоретическим обоснованием идеи активного отдыха. Всего в том II вошло 25 сочинений И. М. Сеченова.

В приложении к настоящему тому публикуется экспериментальное исследование Н. П. Сусловой, выполненное ею в качестве диссертации под руководством и при самом непосредственном участии И. М. Сеченова. По содержанию работа Н. П. Сусловой тесно связана со всей серией исследований И. М. Сеченова, посвященных проблеме торможения. Это не единственная причина, побудившая нас включить в виде приложения к настоящему тому избранных произведений Сеченова работу Сусловой. Известно, что в этой работе содержится значительный экспериментальный материал самого Сеченова, предоставленный им в распоряжение Н. Сусловой В одном из писем Сеченова к жене мы находим объяснение мотивов, которыми он при этом руководился. В письме от 11 ноября 1867 г. Сеченов писал: «В последнем письме Вы меня спрашиваете, какие из фактов, о которых я писал в прежнее время, войдут в диссертацию Сусловой и какие будут напечатаны под моим именем. Я отдал Сусловой все, что было сделано до 31 октября включительно. Только при этом условии могла в самом деле ее диссертация получить блеск, соответствующий важности события» (Х. С. Коштоянц. И. М. Сеченов, М., 1950, стр. 185). Насколько близко к сердцу принимал И. М. Сеченов результаты опытов Н. П. Сусловой, видно из другого письма его к жене от 31 октября 1867 г., выдержка из которого приводится в примечании 32 (см. стр. 934—935).

В соответствии с современным правописанием во II том внесены необходимые орфографические изменения. Но термины и выражения И. М. Сеченова, характерные для его времени, хотя и устаревшие ныне, сохранены.

К таким выражениям относятся: «бродящий нерв» (блуждающий нерв), «шема» и «шематический» (схема и схематический), «анализер» (анализатор), «четверные возвышения», «четверные тела» и «четырехолмие» (четверохолмие), «перерывистый ток» (прерывистый), «извнутри» (изнутри), «суд» (суждение), «законность» (закономерность), «пунктированная» (пунктирная) линия, «аналогическое» (аналогичное) явление, «парализировать» (парализовать), «замешивается» (вмешивается), «возвышает» (повышает), «поверим» (проверим), «статив» (штатив) и некоторые другие. В случаях, когда И. М. Сеченов наряду с устаревшими выражениями в равной мере пользовался и более современными, сохранены последние: ахиллова жила (а не «ахиллева»), мышц (а не «мышиц») и т. д. В квадратные скобки заключены редакционные дополнения и переводы некоторых иностранных текстов.

Первоначальные тексты включенных в настоящий том двух работ И. М. Сеченова — «О животном электричестве» и «Физиология нервных центров» содержали оглавления, воспроизводившие подзаголовки текста. Во избежание повторений в нашем издании оглавления изъяты и подзаголовки сохранены только в тексте.

Значение включенных в настоящий том работ освещено в статье Х. С. Коштоянца (стр. 888), в связи с чем, во избежание повторений, мы сочли возможным придать комментариям в основном справочный характер.

Н. СУСЛОВА

ПРИБАВЛЕНИЯ К ФИЗИОЛОГИИ ЛИМФАТИЧЕСКИХ СЕРДЕЦ [32]

Зависимость деятельности лимфатических сердец от спинного мозга признана в настоящее время всеми. Мысль эта была в первый раз высказана Фолькманном (Müller's Archiv, 1844) и имеет следующие основания: после перерезки всех нервных путей между спинным мозгом и лимфатическими сердцами. последние немедленно перестают биться; при раздражении нервов, идущих от спинного мозга к лимфатическим сердцам, перерывистым током, замечаются систолические сокращения и столбняк лимфатических сердец, а при действии на те же нервы постоянным током получается диастолическая остановка сердца.

Далее, все наблюдатели единогласно утверждают, что после уничтожения связи со спинным мозгом лимфатические сердца, остававшиеся более или менее долгое время в покое, вновь начинают биться. Некоторые (Вальдейер) прибавляют, однако, к этому, что возобновленная деятельность никогда не достигает нормальной силы и правильности. Как бы то ни было, но факт этот породил мысль, что в нормальном состоянии двигательные центры для лимфатических сердец лежат в спинном мозге; когда же связь их с последним органом прервана, то двигательные центры могут развиться и вне его. Мнение это имеет некоторую опору в открытии д-ра Вальдейера, нашедшего нервные узлы в стенках лимфатических сердец у Emys europaea и в нервных волокнах передних и задних лимфатических

сердец лягушки. Наконец, из наблюдений проф. Гольтца известно, что электрическое раздражение кишок производит у лягушек диастолическую остановку лимфатических сердец. Это явление не замечается после отделения спинного мозга от продолговатого, — факт, который, по мнению проф. Гольтца, объясняется существованием в продолговатом мозгу задерживательных механизмов для лимфатических сердец.

В перечисленных фактах заключается почти все, что известно нам относительно иннервации лимфатических сердец. Отсюда видно, как мало еще определена форма зависимости их от спинного мозга и как недостаточно изучена природа двигательных и задерживательных влияний на наши органы.

Имея в виду эти пробелы, я произвела предлагаемое исследование над лимфатическими сердцами лягушки под руководством моего друга проф. Сеченова.

Исходной точкой послужил мне следующий факт: у нормальной лягушки лимфатические сердца бьются, как известно, чрезвычайно неправильно; если животное остается некоторое время совершенно покойным, они останавливаются, но как только оно сделает какое-нибудь движение — сердца начинают биться, притом тем сильнее, чем продолжительнее или сильнее были движения. Напротив, у обезглавленной лягушки деятельность лимфатических сердец чрезвычайно правильна.

Такой характер деятельности лимфатических сердец в нормальном и обезглавленном животном имеет, очевидно, большое внешнее сходство с характером деятельности рефлекторных аппаратов между кожей и мышцами при соответствующих условиях; особенно, если принять во внимание, что лимфатические сердца, как совершенно справедливо заметил д-р Вальдейер В. (Zur Anatomie und Physiologie der Lymphherzen von Ram und Emys europaea. Studien des physiol. Inst. zu Breslau, Heft III), могут быть тоже возбуждаемы с кожи. Такое сходство невольно наводит на мысль, что спинномозговые центры лимфатических сердец и отражательные центры кожно-мышечных аппаратов стоят, может быть, в одинаковой зависимости от

состояний раздражительности спинного мозга. Но, с другой стороны, изменение деятельности лимфатических сердец вследствие обезглавления животного могло бы быть объяснено существованием тонически задерживающего влияния головного мозга на лимфатические сердца у нормальной лягушки,— влияния, которое имеет возможность выразиться лишь при совершенном покое животного. Такое предположение тоже имеет известную степень вероятности, потому что, как уже было сказано, проф. Гольтцу удалось получить рефлекторную остановку лимфатических сердец в диастоле (Reflexhemmung der Bewegung der Lymphherzen. Centralbl. f. d. medic. Wissenschaft. 1865, № 2).

Если первая мысль справедлива, то следовало ожидать, что деятельность лимфатических сердец и рефлекторных аппаратов будет изменяться совершенно одинаково, если подвергать спинной мозг влияниям, изменяющим его раздражительность в том или другом направлении. Что же касается объяснения нашего явления задерживающим влиянием головного мозга, то оно требует, во-первых, прямого доказательства существования таких механизмов в головном мозгу и, во-вторых, тонического возбуждения.

Я следовала по обоим путям, открывающимся с этих двух точек зрения.

Развить первую мысль в ряд опытов очень легко, так как способы изменять раздражительность спинного мозга, или, собственно говоря, его отражательную способность, известны.

1) Первое явление, которое мне пришлось исследовать, было влияние обезглавления животного на деятельность лимфатических сердец.

Чтобы наблюдать это влияние совершенно ясно, нельзя взять лягушку просто в руки, обнажить ей задние лимфатические сердца, затем перерезать спинной мозг и снова наблюдать. При таком способе можно даже получить результаты, совершенно противоположные ожидаемым, потому что держание в руках сильно возбуждает лягушку вообще и, следова-

тельно, сильно влияет на деятельность лимфатических сердец. Цель достигается всего лучше, если предварительно ослабить раздражительность спинного мозга, например, обескровив животное вырезыванием кровяного сердца, и начать наблюдать деятельность лимфатических сердец в период, когда лягушка сделается почти нечувствительной к щипанию кожи. Еще чище выходит опыт при задушении животного. С этой целью, открыв у лягушки задние лимфатические сердца, я перевязывала ей подкожные артерии с обеих сторон и погружала животное, укрепленное на пробочной пластинке, в прованское масло головой вниз до уровня лимфатических сердец. Приблизительно после 1—2 часов, когда биение лимфатических сердец становилось почти незаметным, я перерезывала спинной мозг и при этом постоянно наблюдала значительное усиление деятельности лимфатических сердец.

С целью исключить возможное участие задерживающего влияния головного мозга в этом явлении, я оставляла животное с перерезанным спинным мозгом в прованском масле до тех пор, пока биение лимфатических сердце вновь не ослабевало. Тогда я перерезывала спинной мозг во второй раз и получала новое усиление движений лимфатических сердец. Эти опыты удаются, конечно, и на обезглавленных лягушках, остающихся на воздухе.

2) Всем известно, что при половинной перерезке спинного мозга его рефлекторная способность усиливается на стороне разреза и падает на противоположной. Операция эта производит соответствующее изменение в деятельности обоих задних лимфатических сердец: усиление ее на оперированной стороне и ослабление на противоположной.

И это явление может быть видимо совершенно ясно только при условии, если наблюдать обнаженные лимфатические сердца при покое животного и издали, т. е. не держа лягушки в руках. При таком условии можно обыкновенно видеть биение только одного из сердец; другое остается неподвижным в диастоле.

Ниже мы увидим, насколько это явление зависит от тони-

чески задерживающего влияния головного мозга и насколько от изменения раздражительности спинного мозга в его двух боковых половинах вследствие перерезки.

3) Из исследований проф. Сеченова (Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks, Berlin, 1863) мы знаем, что химическое раздражение различных поперечных разрезов черепно-позвоночной оси лягушки производит различное действие на отражательную деятельность спинного мозга. Если б моя мысль о сходстве между двигательными нервными аппаратами лимфатических сердец и отражательными механизмами была верна, то путем химического раздражения различных разрезов головного и спинного мозга следовало бы получать на лимфатических сердцах тот же ряд явлений, который найден проф. Сеченовым для рефлекторных аппаратов. Это и оказалось на самом деле:

a) Раздражение поперечных разрезов мозговых полушарий не дает постоянных результатов.

b) *Раздражение поперечных разрезов зрительных чертогов влечет за собой довольно быстро наступающую диастолическую остановку всех 4 лимфатических сердец и такую же остановку кровяного сердца* *, появляющуюся несколько позже.

Чтобы наблюдать этот ряд явлений с удобством и ясностью, опыт следует производить в двух отдельных формах: сначала на задней паре лимфатических сердец, потом на передней паре и на кровеносном сердце.

Наиболее удобная форма первого опыта состоит в следующем: после обнажения задних лимфатических сердец, лягушке перерезывают зрительные чертоги известным образом, удаляют из черепной полости отрезанный кусок мозга и оставляют

* Можно было бы подумать, что диастолическая остановка кровяного сердца происходит не от раздражения зрительных чертогов, а от раздражения продолговатого мозга, вследствие расплывания поваренной соли; но такая мысль положительно неверна; как перерезка зрительных чертогов, так и втыкание в них булавок вызывает временную диастолическую остановку кровяного сердца.

животное в покое. Сначала оно делает несколько насильственных движений, но очень быстро успокаивается и затем надолго остается совершенно неподвижным в сидячем положении. Тогда обнаженный поперечный разрез тщательно очищается от крови и на него кладут кристаллы поваренной соли. Остановка задних лимфатических сердец происходит обыкновенно до наступления новых насильственных движений, вызванных раздражением. Однако на задних сердцах нельзя с достоверностью решить, останавливаются ли они в диастоле или в систоле. Это можно видеть с совершенной ясностью только на передней паре лимфатических сердец во 2-м ряде опытов, к описанию которых я и перехожу.

Лягушку с вскрытой черепной крышкой и обнаженным поперечным разрезом зрительных чертогов прикрепляют животом кверху к пробочной дощечке, снабженной окошком на уровне головы. Затем обнажают одно из передних лимфатических сердец (причем, конечно, обнажается и кровяное сердце) и производят раздражение.

Одинаковость отношения двигательных нервных центров лимфатических сердец и отражательных аппаратов к химическому раздражению поперечных разрезов зрительных чертогов выступает еще резче, если продолжить раздражение поваренной солью за пределы первого эффекта, т. е. если оставить кристаллы поваренной соли лежать на поперечном разрезе и по наступлении новых насильственных движений: последние очень скоро успокаиваются и теперь животное впадает в состояние полной нечувствительности к сильнейшему щипанию лапок и даже к отрезыванию пальцев. При таком состоянии *нельзя бывает щипанием лапок вызвать движения и в покоющихся задних лимфатических сердцах; когда же раздражение ослабевает, щипанье вызывает движения как в лимфатических сердцах, так и в ногах.*

Дальнейшая аналогия в отношении сравниваемых нами механизмов к химическому раздражению зрительных чертогов видна, наконец, при условии, если производить это раз-

дражение на животном, у которого предварительно перерезана боковая половина спинного мозга: на стороне разреза лимфатическое сердце продолжает биться даже при самом сильном раздражении; на противоположной же — замечается продолжительная остановка сердца, которую нельзя прервать раздражением лапок.

c) Химическое раздражение четверных тел дает тот же результат, как и предыдущее.

d) Раздражение верхнего поперечного разреза продолговатого мозга действует тоже задерживающим образом на сердца; только влияние это (относительно лимфатических сердец) не так быстро и сильно, как при b и c.

e) *Химическое раздражение всех поперечных разрезов спинного мозга усиливает деятельность лимфатических сердец.* (Наблюдения эти были делаемы на задней паре лимфатических сердец.) Опыт удается всего лучше на обезглавленных животных с ослабленной раздражительностью спинного мозга. Впрочем, усиление деятельности лимфатических сердец не бывает при этом непрерывным: оно замечается только при начале раздражения.

4) Электрическое раздражение всех перечисленных поперечных разрезов дает те же результаты, как и химическое, только эффекты не столь часты, как при последнем, потому что остановка сердец наступает лишь при силах тока, которые вызывают общие судороги в теле.

Таким образом, первый из наших вопросов решен: двигательные нервные механизмы лимфатических сердец и отражательные аппараты спинного мозга оказались совершенно тождественными в своих отношениях к внешним влияниям, видоизменяющим раздражительность спинного мозга в том или другом направлении. Через это мы получаем в лимфатических сердцах нового, весьма удобного для наблюдения, указателя раздражительности спинного мозга, — указателя, который во многих отношениях превосходит по своей чувствительности рефлекторный аппарат задних конечностей лягушки.

Но вместе с этим решен отчасти и второй из наших вопросов. В самом деле, опыты прямо показывают, что в головном мозгу лягушки, и именно в местах, куда проф. Сеченов локализирует свои задерживательные механизмы для спинномозговых рефлексов, существуют задерживательные образования для лимфатических сердец и для кровяного сердца лягушки.

Стало быть, мне остается решить только последнюю из моих задач: определить существующее может быть в нормальной лягушке тоническое возбуждение задерживательных механизмов лимфатических сердец.

Прежде чем перейти к решению этого вопроса, я позволю себе, однако, сделать несколько общих замечаний относительно результатов опытов.

Пока тождественное отношение двигательных механизмов лимфатических сердец и отражательных аппаратов задних конечностей к внешним влияниям, вообще, и к раздражению средних поперечных разрезов головного мозга, в частности, не было известно; пока, далее, обращали внимание только на непосредственные результаты последнего раздражения — сомнения в существовании специфических задерживательных механизмов для спинномозговых рефлексов могли еще быть допущены. Но теперь они становятся совершенно невозможными.

Если на диастолическую остановку задних лимфатических сердец, вследствие раздражения зрительных чертогов, и на невозможность вызвать при этом сокращение сердец щипаньем кожи смотреть как на явление задержания, — а другой взгляд здесь невозможен, — то и в одновременном, почти совершенном уничтожении отраженных движений в конечностях нельзя не признать явления задержания. Если припомнить далее, что химическое раздражение поперечных разрезов спинного мозга, даже когда оно длится долгое время (например, полчаса), не производит заметного влияния на его отражательную способность (по крайней мере, при щипании лапок), то мы увидим необходимость принять специфичность задерживатель-

ных образований в головном мозгу, в том смысле, который придает им проф. Сеченов.

Таким образом, важный вопрос об угнетении спинно-мозговых рефлексов можно теперь считать решенным.

Перехожу теперь к последнему из моих вопросов, именно к определению тонического возбуждения задерживательных механизмов лимфатических сердец.

Выходя из высказанной выше мысли, что в нормальной лягушке тоническое возбуждение задерживательных механизмов, быть может, затемняется отчасти внешними влияниями на сердце с кожи, я перерывала у лягушки все чувствующие корешки, входящие в спинной мозг; после этой операции наступил через некоторое время (15—30 мин.) почти непрерывный покой лимфатических сердец*.

Имея, с другой стороны, в виду Гольтцевскую рефлекторную остановку лимфатических сердец, можно было предположить, что источники тонического возбуждения задерживательных механизмов должны лежать в состоянии возбуждения внутренностей; поэтому у другой лягушки я перерезала, кроме всех чувствующих спинномозговых корешков, и все сообщающие ветви между спинным мозгом и симпатической цепью**; у этого

* Все опыты, в которых спинной мозг был поражен при вскрытии позвоночника или при перерезке корешков, должно считать негодными, потому что всякое поранение спинного мозга влечет за собой условия для его раздражения. На этом же основании нужно заботиться, чтобы обнаженный спинной мозг после перерезки корешков покрылся свертками крови или лимфы; иначе происходят судорожные сокращения лимфатических сердец от высыхания корешков и спинного мозга.

** Операция эта делалась следующим образом: две отвесно укрепленные пробки служат подставкой для головы и задних ног лягушки, которая прикрепляется к ним животом книзу. В коже делаются два продольных разреза параллельно позвоночнику и затем от последнего отделяются с обеих сторон брюшные мышцы. Последняя операция удается очень легко без поранения брюшины. При этом условии стоит только подавить слегка книзу внутренности — они оттягивают за собой брюшную аорту вместе с симпатической цепью, и сообщающие ветви лежат тогда ясно перед глазами.

животного задние лимфатические сердца (опыт делался только с этой парой) бились и через полчаса после операции.

Затем я сравнивала между собою двух лягушек при следующих условиях: одной перерезывала все чувствующие спинномозговые корешки и, кроме того, вскрывала живот, как будто для перерезки сообщающих ветвей; а другой перерезывала и корешки и сообщающие ветви. Когда животные оправлялись от операции, то оказывалось, что у первой лимфатические сердца стояли неподвижно, а у второй бились непрерывно.

Еще убедительнее следующий, 3-й ряд опытов: лягушке после перерезки всех чувствующих спинномозговых корешков перерезываются сообщающие ветви только с одной стороны; у таких животных, после того как они оправятся, бьется только одно лимфатическое сердце, именно на стороне, где были перерезаны сообщающие ветви.

Для пополнения этого ряда опытов я раздражала сообщающие ветви электрически. К сожалению, результаты этого раздражения никак нельзя назвать постоянными, хотя почти на каждой лягушке удается получить мимолетную диастолическую остановку сердец (эти опыты лучше делать на передней паре) при силах тока, оставляющих животное в покое. Причину этому следует искать, во-первых, в том, что сообщающие ветви содержат в себе, рядом с предполагаемыми центростремительными проводами задерживательных механизмов, и такие волокна, которые возбуждают сердца к деятельности: это узнается из того, что односторонняя перерезка сообщающих ветвей приводит в движение стоявшее до тех пор сердце противоположной стороны; — во-вторых, в малой длине сообщающих ветвей, вследствие чего даны условия к искусственному раздражению спинного мозга.

В заключение следует заметить, что на лягушках с стоящими лимфатическими сердцами (вследствие перерезки всех задних корешков спинного мозга) отрезывание головы или перерезка головного мозга по верхней границе продолговатого

тотчас же приводит эти сердца в деятельность, продолжающуюся до смерти животного; перерезка же зрительных чертогов не производит этого: хотя вслед за операцией лимфатические сердца тоже начинают биться, но с течением времени они снова останавливаются.

Сопоставив все перечисленные факты, я позволю себе сделать заключение, что *в нормальной лягушке*, действительно, *существует рефлективно-тоническое возбуждение задерживательных механизмов лимфатических сердец*; *что источники этого возбуждения заключаются по всей вероятности в состояниях полостных внутренностей, пути же его даны сообщающими ветвями и спинным мозгом.*

Таким образом, вмешательство момента удаления задерживательных механизмов в эффекты полной и половинной перерезки спинного мозга не подлежит сомнению. Отсюда-то и возникает затронутый выше вопрос, следует ли рассматривать факт под цифрой 2, как явление, аналогичное Броун-Секаровскому в смысле, придаваемом последнему проф. Сеченовым (Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches, Berlin, 1865), или нет. Этот вопрос решается теперь легко: для этого нужно только перерезать лягушке с обеих сторон сообщающие ветви и затем перерезать одну из боковых половин спинного мозга. Такие опыты дали ослабление деятельности (заднего) сердца со стороны, противоположной перерезке, но не остановку его.

Из этого видно, что усиление деятельности лимфатического сердца, вследствие половинной перерезки спинного мозга, производится, во-первых, раздражением, возникающим из обнажения поперечного разреза, а потом устранением с соответствующей стороны тонически-задерживательного действия головного мозга. Ослабление же деятельности сердца на стороне, противоположной перерезке, производится рефлекторным возбуждением задерживательных механизмов с поверхности поперечного разреза, которое суммируется с существующим уже на этой стороне тонически-задерживательным действием

головного мозга. Отсюда-то и вытекает столь резко замечаемое различие в деятельности обоих сердец. Когда же перерезкой сообщающих ветвей с обеих сторон устранено тонически-задерживательное действие головного мозга, то теперь эффект половинной перерезки спинного — ослабление деятельности лимфатического сердца на стороне, противоположной разрезу, — может по справедливости считаться явлением, аналогичным Броун-Секаровскому.

Что же касается до усиления деятельности лимфатических сердец вследствие полной перерезки спинного мозга, то и этот эффект обусловливается двумя моментами: раздражением, возникающим из обнажения поперечного разреза спинного мозга, и удалением тонически-задерживательного влияния головного.

Последний ряд моих опытов имел целью определить отношение лимфатических сердец к периферическим нервным раздражениям.

О влиянии щипания кожи я уже говорила выше. Здесь замечу только, что это явление видно всего яснее на обескровленных животных, с пониженной раздражительностью нервных центров. Для опыта нужно выждать минуту, когда щипанье лапок едва вызывает у лягушки отраженные движения в задних конечностях. Если лимфатические сердца оставались при этом в покое, то каждый отдельный щипок пальцев вызывает сокращение; если же они бились, то то же раздражение производит явственное, но мимолетное учащение биения лимфатических сердец. Отсюда можно заключить, что кожное раздражение влияет двояким образом на двигательные центры лимфатических сердец: во-первых, возбуждая их к деятельности, а во-вторых, усиливая раздражительность спинного мозга.

Электрическое раздражение центральных отрезков n.n. ischiadici, coccygei et brachialis вызывает усиление деятельности лимфатических сердец.

Электрическое раздражение центрального отрезка блуждающего нерва производит диастолическую остановку передних

лимфатических сердец. Раздражение кровяного сердца en masse действует таким же образом и, кроме того, производит остановку задней пары лимфатических сердец. Явление это удается видеть при всех опытах без исключения, но происходит оно лишь при силах тока, вызывающих общие движения в теле. Диастолическая остановка продолжается обыкновенно некоторое время после прекращения раздражения.

В заключение считаю небесполезным провести, на основании приведенных опытов, параллель между лимфатическими сердцами и кровяным сердцем со стороны их иннервации.

В нервных механизмах обоих органов следует отличать ритмически-двигательный аппарат и регулирующие придатки. Первый из них для кровяного сердца заключен, как известно, в самых стенках мышечного органа; в лимфатических же сердцах он отделен от последнего и дан центрами в спинном мозгу с выходящими из них двигательными приводами. Между двигателями обоего рода существует с достоверностью одно лишь сходство: оба они могут быть приведены в деятельность путем рефлекса — кровяное сердце уколом или щипанием стенки, лимфатическое сердце раздражением кожи. Что же касается до различий между ними, то в этом отношении в настоящее время с положительностью можно сказать лишь следующее: двигатели кровяного сердца представляют значительно большее сопротивление внешним влияниям, угнетающим их деятельность, чем соответствующие механизмы лимфатических сердец — последние при долго продолжающемся покое животного обыкновенно стоят, а кровяное сердце останавливается у лягушки только при очень сильных потрясениях нервной системы. Вероятно, то же отношение существует между сердцами и по отношению к внешним влияниям, усиливающим их деятельность.

Между задерживательными придатками обоих нервных механизмов сходство существует лишь со стороны положения их центростремительных приводов и центральных отделов. Первые в обоих случаях родятся в сфере брюшных внутрен-

ностей и идут отсюда с волокнами симпатического нерва в спинной мозг; центральные же отделы аппаратов и здесь и там помещаются в средних частях головного мозга. Во всех прочих отношениях задерживательные придатки несходны между собою: для кровяного сердца центробежные приводы их лежат в толще бродящего ствола и на всей длине последнего доступны возбуждению путем электрического или химического раздражения; для лимфатических же сердец они лежат в толще спинного мозга и не отвечают ни на которое из названных раздражений. Далее, периферические концы задерживательного придатка внедряются для кровяного сердца в самую толщу мышечного органа, а в нервном аппарате лимфатических сердец они не заходят за пределы спинного мозга.

Существование для лимфатических сердец придатка, усиливающего их деятельность, хотя и не доказано в том смысле, как это сделано для кровяного сердца высших позвоночных, однако в присутствии его едва ли можно сомневаться ввиду факта, что у лягушки, при всяком сильном возбуждении нервной системы (например, если животное взять в руку и оно сделается беспокойным), лимфатические сердца действуют усиленным образом.

Х. С. КОШТОЯНЦ

И. М. СЕЧЕНОВ И ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Оценивая классические работы И. М. Сеченова в области физиологии центральной нервной системы, И. П. Павлов писал: «Одно только беспристрастие заставляет нас признать, что Иван Михайлович заложил поистине краеугольные камни в учении о механизме центральной нервной системы. . .»*.

Особое место среди блестящих исследований И. М. Сеченова в области физиологии центральной нервной системы занимают его работы по физиологии процессов торможения.

В 1863 г. в журнале «Медицинский вестник» И. М. Сеченов опубликовал результаты своих классических исследований, впервые продемонстрировавших явления торможения в центральной нервной системе. Статьи «Исследования центров, задерживающих отраженные движения в мозгу лягушки» и «Прибавления к учению о нервных центрах, задерживающих отраженные движения» легли в основу многочисленных исследований Сеченова и его учеников по этому важнейшему вопросу физиологии центральной нервной системы. Основная идея этих работ заключалась в том, что в центральной нервной системе существуют особые «приборы», раздражение которых вызывает угнетение спинномозговых рефлексов. Так родилось учение о центральном торможении, так в физиологию вошло понятие о сеченовском торможении. Речь шла не только о том, что в головном мозгу лягушки существует особый участок, раздраже-

* И. П. Павлов. Полное собр. соч., изд. второе, т. VI, стр. 266.

ние которого вызывает резкое угнетение спинномозговых рефлексов, но и о том, что при комбинированном раздражении чувствующих нервов из различных областей можно вызвать угнетение рефлексов спинного мозга рефлекторным путем.

Опыты И. М. Сеченова и его выдающихся учеников (И. Г. Березин, В. В. Пашутин) на лягушках оказались в центре внимания большинства физиологов и явились основой нового направления в исследованиях функций центральной нервной системы. Во многих лабораториях Европы были предприняты эксперименты в целях критической оценки фактов и выводов И. М. Сеченова.

В 1866 г. вышла в свет работа Л. Н. Симонова — ученика И. М. Сеченова, в которой был экспериментально обоснован вывод о существовании центров, задерживающих спинномозговые рефлексы, также в головном мозгу млекопитающих животных *.

Работы И. М. Сеченова и его учеников и последователей в области изучения явлений центрального торможения, явившегося объектом широкой и острой научной дискуссии, дали толчок к важнейшим открытиям в области физиологии центральной нервной системы. Так, на основе работ сеченовской школы в 80-х годах XIX века была осуществлена классическая работа Бубнова и Гейденгайна, которая показала огромное значение тормозящих влияний головного мозга в сложных актах координации движений. Один из самых выдающихся учеников И. М. Сеченова — Н. Е. Введенский, изучая тормозящие влияния, идущие со стороны коры головного мозга, показал их огромную роль в регуляции антагонистических рефлекторных отношений, лежащих в основе координации движений животных.

Высокую оценку работам И. М. Сеченова в области физиологии центрального торможения дал И. П. Павлов. В 1912 г.,

* Л. Н. Симонов. Опытное доказательство существования «центров, задерживающих рефлексы» у млекопитающих животных. Военно-мед. журнал, часть XCVII, разд. II, сентябрь 1866, стр. 67—92.

в период, когда И. П. Павлова особенно интересовали явления торможения в связи с открытием новых закономерностей формирования условнорефлекторной деятельности, он писал: «Один из самых частых, постоянно устанавливаемых фактов в деятельности центральной нервной системы есть факт особенного торможения, на котором я остановлюсь несколько подробнее. В этом отношении как инициатора, а с фактической стороны и в качестве возбудителя всеобщего интереса к предмету, надо поистине почтить то лицо, которому посвящается сегодняшнее заседание, — И. М. Сеченова. Как раз полстолетия назад, в 1863 г., им было обнародовано известное сочинение «О задерживающих рефлексы центрах». Сочинение это и описанный в нем факт надо считать первой победой русской мысли в области физиологии, первой самостоятельной, оригинальной работой, сразу внесшей важный материал в физиологию» *.

Здесь И. П. Павлов имел в виду главным образом ту сторону физиологических опытов и обобщений Сеченова, которые касались возможности вызвать явления центрального торможения при раздражении чувствующих нервных элементов.

Таким образом, простой по своему осуществлению и безупречный по своей доказательности эксперимент Сеченова по центральному торможению спинномозговых рефлексов — опыт, в настоящее время осуществляемый на лягушках во всех лабораториях мира, лег в основу новой главы физиологии нервной системы, а именно физиологии торможения, как одной из важнейших сторон деятельности нервной системы. На путях разработки этой проблемы современная физиология обогатилась важнейшими обобщениями в области физиологии нервной системы. Это — учение И. П. Павлова о внешнем и внутреннем торможении в деятельности коры головного мозга, учение Н. Е. Введенского о возбуждении и торможении как стадий единого процесса возбуждения. Это, наконец, выводы совре-

---

* И. П. Павлов. Полное собр. соч., изд. второе, т. III, кн. 1, стр. 195—196.

менной физиологии о центральном торможении, покоящиеся на прочном фундаменте экспериментальных исследований ученых ряда стран Европы и Америки. К большому сожалению, надо отметить, что в сводных работах по физиологии нервной системы ряда зарубежных ученых имя Сеченова как создателя представлений о центральном торможении нередко замалчивается. Так, например, не упоминается имя И. М. Сеченова в историческом обзоре главы о физиологии торможения в книге «Физиология нервной системы», написанной Д. Фултоном, — крупным исследователем физиологии нервной системы и историком науки.

Опубликованные в настоящем томе работы И. М. Сеченова в области физиологии торможения — живая иллюстрация истории развития этой важной проблемы физиологии. В некоторых из этих работ И. М. Сеченов сам излагает и историю проблемы в связи с критическими замечаниями противников его теории.

В истории развития сеченовского учения о торможении имеются важные детали, показывающие сложные пути формирования нового научного открытия. В свое время профессор Ленинградского университета Л. Л. Васильев обратил наше внимание на то, что указание на наличие центров, тормозящих спинномозговые рефлексы, было в работе А. А. Соколовского, которая увидела свет в 1858 г. (в трудах Казанского университета), т. е. еще до опубликования Сеченовым своего классического труда. В другом месте *, обсуждая этот интересный вопрос истории физиологии, мы позволили себе высказать догадку о том, что подобный взгляд казанского физиолога мог иметь источником труды Людвиговской лаборатории, где работал И. М. Сеченов и где, как показывают письма К. Людвига к Сеченову, были попытки экспериментального анализа этого важного вопроса. Во всяком случае, нам известно из письма Людвига к Сеченову, что вместе с Томса (известным чешским

* Х. С. Коштоянц. Очерки по истории физиологии в России, изд. АН СССР М.—Л., 1945, стр. 194—197.

физиологом, бывшим долгое время профессором Киевского университета) знаменитый германский физиолог работал над этим вопросом, и, как он пишет, ему был известен центр в головном мозгу, раздражение которого меняет ход спинномозговой рефлекторной деятельности. Однако мы должны подчеркнуть, что Карл Людвиг полностью признал приоритет Сеченова в этом вопросе и просил его продемонстрировать основной эксперимент в его лаборатории. Важно и то, что первое сообщение об открытии Сеченова было опубликовано в трудах Французской Академии наук, по представлению Клода Бернара.

В архиве Академии наук СССР нами был обнаружен и опубликован конспект доклада Н. Е. Введенского, посвященного 50-летию открытия И. М. Сеченовым центрального торможения*. Этот доклад был зачитан Н. Е. Введенским на торжественном заседании Общества русских врачей в Петербурге 28 марта 1913 г. Эта знаменательная дата истории русской науки была отмечена в свое время также и в ряде выступлений И. П. Павлова **.

В конспекте своего доклада Введенский показывает, что́ предшествовало открытию Сеченова, какой существенный вклад сделал Сеченов в учение о торможении и какие изменения это учение претерпевало в дальнейшем благодаря работам многих физиологов Европы. Останавливаясь на эволюции взглядов И. М. Сеченова в разработке проблем торможения, Введенский подчеркивает, что в диссертационной работе Сеченова, опубликованной в 1860 г., имеется тезис, отрицающий существование специальных задерживающих нервов. Действительно, 6-й тезис диссертации Сеченова гласит: «Нервов, задерживающих движения, нет» ***.

---

* Научное наследство, том II, 1951, стр. 727—742.

** И. П. Павлов. Полное собр. соч., изд. второе, т. III, стр. 155 и 189.

*** И. М. Сеченов. «Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения». Дис., СПб., 1860, стр. 2 (см. стр. 864 настоящего тома).

В статье, посвященной памяти И. М. Сеченова (1905 г.), Н. Е. Введенский *, специально останавливаясь на этом вопросе, выражает удивление по поводу того, что за 3 года до появления работы Сеченова о тормозящих центрах спинного мозга, в которой Сеченов обосновал и в дальнейшем постоянно защищал идею о существовании обособленных специальных тормозящих влияний нервной системы, он мог высказать тезис, совершенно противоположный.

Детальное изучение обстановки, в которой формировались физиологические представления И. М. Сеченова, когда он был студентом Московского университета, в частности знакомство с экспериментальными работами и взглядами его университетского учителя А. Н. Орловского, дает нам основание утверждать, что этот тезис диссертации был сформулирован Сеченовым не случайно. Наоборот, в этом, повидимому, отражалось то влияние, которое мог оказать на него А. Н. Орловский. Как это видно из статьи И. Т. Глебова, посвященной жизни и деятельности Орловского, А. Н. Орловский провел очень большую экспериментальную работу по изучению сущности тормозящего влияния блуждающего нерва на сердце и пришел к выводу, что эффект остановки сердца при раздражении блуждающего нерва происходит не «от особой силы легочно-желудочных (vagus) нервов, как думает Вебер. . ., но от истощения, моментально происходящего в нервах сердца вследствие сильного раздражения их, как полагают Будге и Шифф» **. Этот вывод был сделан Орловским в 1853—1855 гг., т. е. в период, когда Сеченов был студентом Московского университета.

Введенский отмечал, что именно взгляды Будге и Шиффа положили начало тому направлению в развитии учения о тор-

---

* Н. Е. Введенский. «И. М. Сеченов, некролог». Труды имп. СПб. общ. естествоиспытателей, т. XXXVI, § 2, стр. I—XLIV, 1906.

** И. Т. Глебов. «А. Н. Орловский (некролог)». Моск. врач. журнал, книга V, стр. 215—240, 1856; см. также Х. С. Коштоянц. А. Н. Орловский. Серия «Замечательные ученые Моск. ун-та», изд. МГУ, 1951.

можении, которое, в отличие от взглядов Вебера, привело в последующем к представлениям о неспецифичности процессов торможения и о их связи с основным явлением — возбуждением.

В конспекте своего доклада Введенский дает историческое и логическое освещение того пути, который привел его, Введенского, к тому, что он оказался «в лагере, противном» лагерю своего учителя, т. е. И. М. Сеченова; там же он делает замечание о том, что «здесь дело идет не о самих явлениях, а об их теоретическом толковании»; в своем конспекте Введенский стремился показать правильность избранного им пути, который ведет к доказательству единства процессов возбуждения и торможения и к отрицанию специфичности и обособленности тормозящего влияния нервной системы. Вместе с тем Введенский всемерно подчеркивает, что именно Сеченовым была впервые открыта особая функция центральной нервной системы, которая в дальнейшем, после классической работы Бубнова и Гейденгайна, привела физиологов к пониманию значения тормозящих влияний головного мозга в сложных актах координации движений.

Изучение закономерностей наступления явлений центрального торможения рефлекторным путем, т. е. при раздражении соответствующих чувствующих нервов, привело И. М. Сеченова к открытию, имеющему важнейшее значение для физиологии нервной системы. Речь идет об открытии явлений суммации в нервной системе. В 1868 г. была опубликована работа И. М. Сеченова под названием «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки». В этой работе впервые в истории физиологии было доказано, что нервные центры обладают способностью «суммировать чувствительные, поодиночке недействительные раздражения (индукционные удары, приложенные к седалищному нерву) до импульса, дающего движение, если эти раздражения достаточно часто следуют друг за другом» *.

* И. М. Сеченов. Избр. труды, изд. ВИЭМ, 1935, стр. 161.

Уже 4 февраля 1868 г. в одном из своих писем И. М. Сеченов сообщал о том, что ему удалось показать, «что для одной и той же силы тока и для одной и той же частоты, число ударов последних, нужное для того, чтобы вызвать движение, остается приблизительно постоянным» и что «стало быть, этим путем, может быть, *будет возможно измерять никем не початое еще свойство нервных центров суммировать отдельные возбуждающие толчки*» * (курсив наш. — *Х. К.*).

Естественно, что открытие такого важного явления выдвигало ряд новых задач, которые и не могли возникнуть перед физиологией нервной системы до открытия Сеченовым явлений суммации. «У меня просто голова идет кругом от массы скопляющихся фактов, требующих решения», — писал И. М. Сеченов в упомянутом выше письме с сообщением об открытых им явлениях суммации.

Именно в этот период А. И. Тышецкий, опираясь на способность нервной системы суммировать подпороговые раздражения, предпринял, по предложению И. М. Сеченова, экспериментальный анализ электрической возбудимости спинного мозга лягушки. Став на новый путь исследования физиологии центральной нервной системы, указанный открытием И. М. Сеченова, и применив вытекающие из этого открытия новые методические подходы при использовании электрического тока в качестве раздражителя нервной системы, А. И. Тышецкий пришел к новым выводам, идущим в разрез с установившимися неверными взглядами, в отношении не только спинного, но и головного мозга. А. И. Тышецкий в лаборатории Сеченова сумел впервые в истории физиологии доказать, что большие полушария головного мозга амфибий раздражимы и что электрическое раздражение полушарий мозга вызывает двигательную реакцию.

Эта важная работа А. И. Тышецкого была опубликована и представлена в Медико-хирургическую Академию 6 мая 1870 г. (20 мая того же года состоялась защита диссертации), между тем как широко известная работа Фритча и Гитцига, от которой

* Х. С. Коштоянц. Сеченов, изд. АН СССР, 1945, стр. 116

обычно датируют открытие электрической возбудимости головного мозга и наличия в нем двигательной зоны, была опубликована в августе 1870 г., т. е. почти через три месяца после опубликования работы ученика И. М. Сеченова.

Коснувшись этого узлового вопроса истории физиологии центральной нервной системы, следует подчеркнуть, что Л. Н. Симонов экспериментально обосновал правильность выводов И. М. Сеченова о наличии центров, угнетающих спинномозговые рефлексы, также у млекопитающих животных, и уже в 1866 г. (т. е. за четыре года до опубликования работ Фритча и Гитцига) пришел к выводу об электрической возбудимости коры полушарий и физиологическом значении возбуждения коры электрическим током. Как у Фритча и Гитцига, под опытом у Симонова также были собаки, причем Симонов ставил свои опыты на щенках в возрасте ½—1½ месяца. Пользуясь тонкостью и мягкостью черепной кости щенят, он вводил им (без вскрытия черепа) иглы-электроды, с помощью которых вызывалось электрическое раздражение коры полушарий. Опыты эти носили хронический характер и речь идет, таким образом, о первых в истории физиологии опытах с вживлением электродов. Свои иглы-электроды Симонов покрывал на определенном участке лаком или сургучом для строгой локализации раздражения. В результате своих опытов Симонов пришел к ясному выводу о возбудимости коры полушарий от электрического раздражения вопреки мнению своих современников-физиологов, как он пишет сам. Он показал и физиологическое значение электрического раздражения полушарий, доказав тормозящее влияние, исходящее из полушарий мозга, на течение рефлексов спинного мозга. Сеченов высоко оценил работу Симонова, представив ее на соискание премии имени Бэра в 1867 г.

Открытие И. М. Сеченовым способности нервных центров суммировать раздражения получило универсальное значение после того, как рядом исследователей было установлено, что явления суммации характерны для нервной системы позвоночных и беспозвоночных животных. В зависимости от уровня раз-

вития нервной системы, от физиологической характеристики животного организма в целом, различны в количественном отношении явления суммации в деятельности нервной системы тех или других животных.

В трудах зарубежных физиологов, неоднократно повторявших великое открытие русского физиолога, эти явления описывались под тем или другим названием. Фактически же, говорили ли они об облегчении, или о фацилитации, или о других аналогичных процессах, — всюду имело место явление суммации, впервые описанное Сеченовым.

И. М. Сеченов и его ученики постоянно стремились вскрыть количественные отношения между отдельными подпороговыми стимулами, суммирование которых вызывает конечный эффект; они стремились к тому, чтобы вскрыть материальную природу явлений, и лишь на этом сеченовском пути возможно понять сущность замечательного свойства нервной системы, особенности ее нервных центров.

Классические исследования И. М. Сеченова, доказавшие существование особой формы деятельности нервных центров, а именно способность суммировать результаты последовательных слабых раздражений, высоко оценил И. П. Павлов. Говоря об основных заслугах И. М. Сеченова в области физиологии, И. П. Павлов писал: «Наконец он (И. М. Сеченов. — *Х. К.*) доказал существование чрезвычайно важного свойства центральной нервной системы — инертности нервного процесса, лежащего в основании суммации раздражений. Он указал, что одиночное раздражение рефлекторного аппарата не может вызвать рефлекса. Для этого необходим ряд толчков. Этот факт Ивана Михайловича представляется капитальнейшим в учении о центральной нервной системе. На свойстве центральной нервной системы — медленно приходить в движение и медленно успокаиваться — зиждется все развитие нервной деятельности, как она обнаруживается в психических проявлениях человеческого мозга» *.

* И. П. Павлов. Полное собр. соч., изд. второе, т. VI, стр. 266.

В непосредственной связи с этими обобщениями И. М. Сеченова находится ряд других важных его наблюдений по физиологии центральной нервной системы. Так, занимаясь вопросом о зависимости состояния нервных центров от импульсов, приходящих по центростремительным путям, Сеченов показал, что с течением времени сильное раздражение чувствующих нервов после короткого периода рефлекторной двигательной активности сменяется периодом полного угнетения рефлекторной деятельности, который, в свою очередь, после прекращения раздражения сменяется периодом усиления двигательной активности.

Сам И. М. Сеченов описывал это явление следующим образом: «. . . Сильная тетанизация чувствительных нервов дает сильные двигательные последствия, состоящие в следующем: пока сильная тетанизация продолжается, движения угнетены, а как только раздражение прекращается, движения проявляются в усиленной степени . . .»*. В этих словах имеется ясное указание на существование характерного для центральной нервной системы явления, которое носит название последействия. Н. Е. Введенский справедливо указывал, что это явление должно быть названо «рефлексом Сеченова».

Значительно позже И. М. Сеченов возвращается к этому вопросу в своих исследованиях гальванических явлений в продолговатом мозгу лягушки. Изучив условия возникновения периодических колебаний электрической активности продолговатого мозга и характер воздействий на эту активность чувствующих нервов при их раздражении, Сеченов подчеркивал наличие и здесь последействия. Он говорил, что «сильное раздражение нерва подавляет гальванические знаки, возникающих от времени до времени произвольно в продолговатом мозгу двигательных импульсов, а по прекращении раздражения эти последние появляются в более сильной степени»**. Более чем через полвека после открытия и подробного описания этого важного явления английский физиолог Ч. Шеррингтон в 1911 г. описал

* И. М. Сеченов. Избр. труды, изд. ВИЭМ, 1935, стр. 161.

** Там же.

в сущности его же под названием «отраженного сокращения», или «экзальтации после торможения».

Как это хорошо известно, огромное внимание явлениям последействия уделял И. П. Павлов в своей характеристике сложнейших условных рефлексов.

В статье «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки» (1868) И. М. Сеченов дал описание впервые им установленных периодических движений конечностей лягушки при продолжающемся раздражении чувствующих нервов. Он трактовал их как периодические изменения в состоянии нервных центров под влиянием продолжающегося раздражения. Эти вновь открытые явления в процессах, протекающих в спинном мозгу, послужили отправным пунктом для новой постановки вопроса о характере тормозящего влияния блуждающего нерва на сердце — этого, по выражению Сеченова, «первообраза тормозящих влияний».

Намеченный план экспериментальных исследований был осуществлен И. М. Сеченовым совместно с его другом И. И. Мечниковым. В их общей работе «К учению о действии блуждающего нерва на сердце», вышедшей в свет в начале 1873 г., с исключительной отчетливостью было показано, что действие блуждающего нерва на сердце имеет периодический характер. Выступая 1 марта 1873 г. на заседании Новороссийского общества естествоиспытателей по поводу доклада студента Репяхова, продолжавшего эти исследования, И. М. Сеченов следующим образом оценил открытие факта периодичности действия блуждающего нерва: «1) он (т. е. факт периодичности действия блуждающего нерва. — *Х. К.*) представляет новый физиологический довод в пользу того, что vagus кончается в сердце в нервные центры; 2) он значительно удлиняет против прежнего время наблюдения за деятельностью сердца под влиянием тормозящего действия vagi и облегчает этим изучение самого действия; 3) факт этот открывает путь к проведению аналогий между бродящим нервом по отношению к сердцу и центростремительным нервом спинного мозга; наконец 4) он послужит. . .

исходной точкой для установления периодичности деятельности нервных центров как общего свойства этих образований» *.

Повторяя эти классические опыты И. М. Сеченова и И. И. Мечникова совместно с моими сотрудниками М. Посконовой, Т. Путинцевой и Г. Юрьевой в различных условиях, мы имели возможность убедиться в том, что при длительном раздражении блуждающего нерва со стороны продолговатого мозга (в течение более чем 40 мин.) можно видеть, как периодически, много раз тормозящий эффект сменяется отсутствием этого эффекта и наличием обратного стимуляторного эффекта. Детальный анализ этого «феномена Сеченова—Мечникова» на современном уровне физиологии и биохимии должен привести к важным выводам в области физиологии нервной системы, физиологии нейро-гуморальных отношений.

В начале 1881 г. И. М. Сеченов закончил и подготовил к опубликованию результаты своих замечательных исследований, которые освещали вопрос о ритмических биоэлектрических явлениях в центральной нервной системе. Эта работа под названием «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки» была опубликована в 1882 г. в Трудах Российской Академии наук и явилась началом нового направления в физиологии нервной системы, которое можно охарактеризовать как электрофизиологическое. Сеченов был не только первым физиологом, увидевшим и с предельной ясностью описавшим наличие особых ритмических биоэлектрических явлений в центральной нервной системе, или, как называл их Сеченов, «спонтанных колебаний тока или спонтанных разрядов», но и первым физиологом, отчетливо доказавшим зависимость хода этих процессов от различного рода воздействий рефлекторного порядка.

Обнаружив спонтанное колебание тока в продолговатом мозгу, обеспечив простую, но весьма убедительную форму эксперимента для регистрации этих колебаний тока, И. М. Сеченов главное внимание обращает на ту зависимость, которая

* См. примечание 24: Протокол заседания Новоросс. общ. естествоисп. 1 марта 1873 г., стр. 927.

существует между ритмическими колебаниями тока в продолговатом мозгу и внешними раздражениями. Вторая, наиболее значительная, часть названной экспериментальной работы и посвящена результатам исследования: «Возбуждения продолговатого мозга извне *a*) *звуковыми сотрясениями воздуха* и *b*) *электрическим раздражением нервов*».

Сеченов особенно подробно останавливается на опытах, в которых при помощи раздражения чувствующих нервов изучались влияния на спонтанные колебания тока продолговатого мозга. Он прямо указывает на родство результатов экспериментов в этом направлении с теми экспериментами, которые были получены им в 1868 г. при изучении влияния раздражения чувствующих нервов на течение рефлексов спинного мозга.

В результате своих опытов И. М. Сеченов пришел к следующим выводам. Слабая тетанизация учащает спонтанные разряды, ослабляя их; сильная тетанизация замедляет их с ослаблением до полной остановки в течение минут; прекращение сильной тетанизации вызывает вслед за сильным разрядом частый ряд слабых.

И. М. Сеченов трактовал замедление и остановку спонтанных разрядов как случай задерживающего или тормозящего действия. Бросающийся в глаза эффект учащения ритма спонтанных разрядов вслед за прекращением сильной тетанизации Сеченов объяснял следующим образом: «. . . *В то время, как происходит задержка двигательных импульсов, возбуждаемый орган продолжает заряжаться энергией и в течение остановки, длящейся минуты; к концу раздражения ее накопляется столько, что по прекращении тормозящих влияний она переливается, так сказать, через край, выражаясь усиленным рядом разрядов*» *. Понятие «заряжание энергией нервных центров» часто встречается в работах И. М. Сеченова, который вкладывал в него глубокое содержание. Однако следует заметить, что как в его время, так и теперь еще не выяснен способ осуществления этой «зарядки» нервных центров.

* И. М. Сеченов. Избр. труды, изд. ВИЭМ, 1935, стр. 143.

Сопоставляя результаты этих своих новых экспериментов с экспериментами, ранее показавшими зависимость двигательных рефлексов спинного мозга от раздражения той или другой интенсивности чувствующих нервов, Сеченов приходит к важному выводу о том, что раздражения чувствующих нервов вызывают различного рода изменения в состоянии нервных центров вплоть до угнетения или торможения, выражающиеся, в частности, и в изменении биоэлектрической активности.

Экспериментальное доказательство глубокой зависимости ритмических колебаний тока в продолговатом мозгу от внешних раздражений привело И. М. Сеченова к важному теоретическому выводу о рефлекторной обусловленности и этого рода деятельности нервных центров. Этот вывод в настоящее время является руководящим для анализа природы так называемой спонтанной биоэлектрической активности центральных нервных образований, которую нередко обозначают как «автоматическую» деятельность центральной нервной системы. Как мы увидим ниже, И. М. Сеченов специально подчеркивал распространение рефлекторного принципа на круг тех явлений, которые и в его время обозначались как «автоматические».

И. М. Сеченову, таким образом, принадлежит не только честь открытия ритмических биоэлектрических явлений в центральной нервной системе, но и обоснование научного подхода к анализу природы этих явлений, что имеет особенное значение в наше время.

Логическим завершением более чем сорокалетних экспериментальных поисков в области взаимоотношений между нервными центрами и периферическими чувствующими нервными приборами явилась последняя экспериментальная работа великого русского физиолога, которую он произвел на самом себе и опубликовал под названием «К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека». Эта работа проводилась в 1902—1903 гг. в бытность И. М. Сеченова профессором Московского университета. Пользуясь относительно простым прибором, а именно эргографом, И. М. Сеченов

ищет тот наиболее выгодный для рабочей руки темп движений и наибольший груз, при котором высота его поднятия оставалась бы в течение часов постоянной. Он находит, что при определенной нагрузке рука его способна в течение четырех часов без утомления производить 4800 движений. Перейдя к большим грузам и объективно регистрируя признаки утомления, выражающиеся в том, что высота поднятия груза пальцем руки уменьшается все более и более, Сеченов ищет наиболее действительные методы восстановления работоспособности утомленной руки и приходит к неожиданным результатам. Эти неожиданные результаты в описании Сеченова заключались в следующем: «Сначала работала правая рука до утомления; затем следовал период отдыха в 5 мин. (т. е. перерыв работы); затем правая рука опять работала до утомления, после чего последовал второй период отдыха для правой руки, в течение которого левая рука работала 5 мин.; затем тотчас начинала работать правая рука в третий раз. Одним словом, я сравнивал на дважды утомленной руке результаты двух влияний — простого отдыха и отдыха такой же продолжительности, связанного с работой другой руки. Когда я в первый раз начал этот опыт, я был очень удивлен, что моя левая рука работала значительно сильнее правой, хотя я не левша и притом перед этим несколько месяцев работал только правой рукой (правда, при слабой нагрузке), а стало быть она должна была сделаться сильнее. Мое удивление возросло еще более, когда выяснилось, что работа утомленной правой руки после работы левой стала гораздо сильнее, чем была после первого периода отдыха» *.

Обнаружив это поразительное явление, Сеченов приходит к правильному выводу, что причиной снятия утомления мышц одной руки вследствие кратковременной работы другой руки являются те чувствительные импульсы, которые возникают в работающей руке. Придя к этому важному выводу и, как пишет в своей работе Сеченов, желая освободить себя от самовнуше-

* См. стр. 852 настоящего тома.

ния при последующих экспериментах, Сеченов составляет планы объективных научных исследований в этом важном направлении. По мнению Сеченова, причиной временного прекращения работоспособности утомленной руки могли быть только ощущения, сопровождающие движения другой руки, или, иначе сказать, «раздражение нервной системы». Поэтому он экспериментально воспроизводит эти условия временного восстановления работоспособности утомленной руки. Одним из способов оказывается легкая тетанизация (электрическое раздражение) кожи неработавшей руки, вследствие чего утомление работавшей руки снижалось.

Итак, эти опыты ясно указывали на то, что импульсы, возникающие в результате раздражения чувствующих элементов другой руки, направляясь в центральную нервную систему, способствуют путем сложных процессов, разыгрывающихся в центральной нервной системе, снижению утомления уставших мышц работавшей руки. Эта важная экспериментальная работа Сеченова явилась не только синтезом многих его исканий в области физиологии нервной системы, но и ценнейшим вкладом в научную разработку проблем утомления человека и мер борьбы с ним. Не случайно последний цикл лекций Сеченова в Московском университете изложен в специальной книге под названием «Очерк рабочих движений человека», послужившей основой для дальнейших исследований в области физиологии труда.

Особое место в научном наследстве И. М. Сеченова занимают его взгляды на роль чувствующих нервных образований мышц, или, по образному выражению Сеченова, на «темное мышечное чувство». Не занимаясь детальным экспериментальным анализом роли чувствующих элементов мышц, Сеченов, опираясь на физиологические и клинические данные своего времени, обобщил значение этого вида чувствительности в координации движений животных и человека, а также в сложных актах восприятия пространства и отсчета времени. Сеченов считал, что мышечное чувство вместе с кожными и зрительными ощущениями

служит, как он говорил, главнейшим руководителем сознания в деле координации движений. Допуская существование особой сигнальной системы чувствительных нервов в мышцах ног ребенка, Сеченов трактовал процесс становления ходьбы у человека как результат взаимоотношения этой сигнальной системы с внешней средой. Как отмечал А. Ф. Самойлов, выводы Сеченова имели глубокое теоретическое значение и фактически затрагивали трудный вопрос о роли мышц в восприятии природы *.

Мы остановились на важнейших экспериментальных исследованиях И. М. Сеченова в области физиологии нервной системы. Но экспериментальная работа И. М. Сеченова и его учеников в области физиологии нервной системы охватывает и многие другие стороны этой важной главы физиологии. Основные выводы И. М. Сеченова по вопросам физиологии нервной системы в широком плане выражены в ряде его руководства и сводок и, прежде всего, в его книгах «Физиология нервной системы» (1866), «Физиологические очерки» (1884) и, наконец, в его классическом труде «Физиология нервных центров» (1891).

Именно в этих книгах мы видим образ И. М. Сеченова как физиолога-мыслителя, который, будучи одним из самых выдающихся экспериментаторов своего времени, вместе с тем постоянно связывал результаты экспериментальной физиологии нервной системы с ведущими проблемами материалистического рассмотрения жизненных процессов.

Вершиной теоретических исканий И. М. Сеченова являются его бессмертные произведения — «Рефлексы головного мозга» и «Элементы мысли». В этих работах И. М. Сеченов с исключительной последовательностью обосновывает и защищает важнейшее для науки положение о материальности так называемых психических процессов, о единстве «душевных» и телесных явлений, об объективном, естественно-научном изу-

* А. Ф. Самойлов. И. М. Сеченов и его мысли о роли мышцы в нашем познании природы. Избр. статьи и речи, изд. АН СССР, 1946, стр. 43.

чении психических процессов, как единственно правильном пути познания их сущности.

Веря во всемогущество естествознания, И. М. Сеченов всю свою жизнь боролся за необходимость физиологического анализа возникновения, развития и проявления психических актов, рассматриваемых им как форма проявления нервной деятельности. Боевой дух его теоретических исследований в этом направлении сделал их важнейшей составной частью той острой идеологической борьбы, которую вели русские философы и естествоиспытатели против идеализма во всех его разновидностях. В нашей статье «И. М. Сеченов в борьбе за материалистическое изучение психических процессов» подробно изложена история борьбы отечественных ученых за материалистическое изучение психических процессов и роль И. М. Сеченова в этой борьбе*.

Выдающийся представитель естественно-научного материализма И. М. Сеченов рассматривал нервную систему как продукт развития материи, а различные формы проявления нервной деятельности, вплоть до высших ее форм, как звено в непрерывном развитии материальных процессов органической природы. Для И. М. Сеченова как естествоиспытателя-мыслителя идея о материальной непрерывности мира была руководящей при постановке важнейших вопросов о природе нервных процессов. В своих «Физиологических очерках», развивая последовательно материалистические взгляды на природу нервных процессов, И. М. Сеченов писал: «. . .Под напором положительных фактов рушился миф о свободной воле, в виде самоопределяющей энергии, деятельность живого животного перестала стоять особняком в мире и вошла звеном в общую цепь превращений энергии на нашей планете. В настоящее время на животное можно уже смело смотреть, как на организм, превращающий через посредство растений энергию солнечных лучей в такие высокие формы, как механическая

* Х. С. Коштоянц. Послесловие к книге «И. М. Сеченов. Избранные произведения», т. 1. Серия «Классики науки», изд. АН СССР, 1952.

работа и акты чувствования от элементарных ощущений до мышления включительно»*.

Эта концепция, которую в той или иной форме Сеченов развивал начиная с 60-х годов XIX в., принимает особую убедительность и конкретность при обсуждении вопроса о сущности тех изменений, которые имеют место в нервных волокнах и в нервных центрах. Касаясь вопроса об изменениях, которые происходят в нервном волокне при его возбуждении, Сеченов пишет: «Ведь для всего вообще животного тела, насколько оно выстроено из легко изменяющихся веществ, признано, что факт сохранения анатомической и физиологической целости достигается тем, что вещественный распад покрывается восстановлением потерь; и вдруг одни только нервные стволы, несмотря на значительную изменчивость их вещества (например, на поперечных разрезах нерва), составляли бы исключение из общего правила»**.

Разбирая этот сложный вопрос, И. М. Сеченов настаивает на том, что в нервной системе не может произойти ни одного акта, который не сопровождался бы теми или иными химическими изменениями, т. е. в конечном счете изменениями в обмене веществ нервной системы. «В пользу защищаемой мной мысли, — говорит Сеченов, — можно привести, наконец, воззрения современной химии на явления в сфере неустойчивых химических комплексов частиц и атомов. Здесь, при слабости связей между колеблющимися непрерывно миллиардами частиц и атомов, колебания и столкновения их ведут, даже при кажущемся покое тела, к частным распадениям групп с развитием живых сил и к обратным, тоже местным, восстановлениям разрушенного. Когда же системе сообщаются слабые толчки, усиливающие колебания частиц и атомов, то изменяются только сравнительные шансы для происхождения эффектов в сторону распада»***.

* И. М. Сеченов. Физиологические очерки, 1884, стр. 12.

** См. стр. 690 настоящего тома.

*** См. стр. 691.

И, наконец, И. М. Сеченов по этому важнейшему вопросу приходит к следующему основному выводу: «Итак, *вещество живых нервов можно представлять себе тоже в виде неустойчивых химических сочетаний, способных под влиянием слабых толчков распадаться с развитием живых сил и снова быстро восстанавливаться*»*. Все эти положения находятся в полном соответствии с основной мыслью Сеченова, высказанной им задолго до появления «Физиологии нервных центров»: «деятельность нерва как и всякого другого органа в теле, без потребления материи немыслима»**.

И. М. Сеченов постоянно возвращается к этой проблеме и, как выдающийся естествоиспытатель, в течение почти четырех десятилетий настойчиво и исключительно плодотворно работавший над важнейшими проблемами химии обмена и физической химии растворов, он высказывает ряд положений, актуальных и в настоящее время, ибо горы эмпирического материала о биохимических и физико-химических сдвигах при различного рода состояниях элементов нервной системы требуют синтеза.

Составной частью целостного взгляда Сеченова на природу процессов, лежащих в основе нервной деятельности, явился его вывод о зависимости биоэлектрических явлений нервной системы от процессов обмена веществ. Еще в 1866 г. Сеченов писал: «Как же понимать после всего сказанного свойства нерва производить токи? Всего естественнее думать, что они являются как результат химических процессов в ткани нервного волокна, происходящих в том направлении, которое характеризует живой орган. Если в самом деле прекращается приток крови к нервным массам, так что обмен веществ в ткани этих органов делается невозможным, то исчезают и раздражительность нерва и электродинамические явления в его ткани»***

* См. стр. 691 настоящего тома.

** И. М. Сеченов. Физиология нервной системы, 1866, стр. 77.

*** Там же, стр. 36.

Вывод о глубокой связи различных форм проявления функций нервной системы с биохимическими превращениями вытекал также из взглядов Сеченова на трофическое влияние нервной системы. Эта важная проблема физиологии и патологии, ставшая темой одной из самых первых научных работ И. М. Сеченова (статья «Влияют ли нервы на питание»*), постоянно интересовала великого физиолога. По его мнению, нервные узлы представляют собой «род питательных центров, т. е. таких механизмов, которые своей деятельностью поддерживают анатомическую, химическую и физиологическую целостность»** нервного волокна.

По предложению И. М. Сеченова, его ученик П. Н. Розанов в 1887 г. осуществил специальное экспериментальное исследование для выяснения трофического влияния блуждающего нерва на нервные и мышечные элементы сердца***.

И. М. Сеченов, в отличие от своих предшественников, особенно настойчиво развивал идею о том, что все проявления жизнедеятельности организмов невозможно представить себе в отрыве организмов от условий их существования. В предисловии к своей замечательной книге «Физиология нервных центров» Сеченов писал: «В настоящее время едва ли кто сомневается в том, что центральная часть нервной системы, представленная у позвоночных спинномозговой осью, работает не иначе, как под влиянием воздействия извне. *История многообразных превращений этих импульсов в сфере нервных центров и составляет, собственно, физиологию последних*»**** (курсив наш.— *X. К.*). Таким образом, Сеченов по-новому ставит задачу физиологии нервной системы, определяя ее как физиологическую основу взаимоотношения организмов с условиями внешней среды.

Уже в начале своей книги Сеченов утверждает, что «*нервная система не может работать иначе, как на счет внешних*

* См. стр. 9 настоящего тома.

** И. М. Сеченов. Физиология нервной системы, 1866, стр. 77.

*** П. Н. Розанов. Медиц. вестник, 1867, № 25.

**** См. стр. 662 настоящего тома.

сил, и деятельности ее в свою очередь *должны быть направлены к тому, чтобы поддерживать индивидуальную жизнь*, т. е. сохранять, наперекор разрушающим влияниям, анатомическую и физиологическую целость тела»*.

И. М. Сеченов впервые поставил вопрос о рефлексе как элементарном акте приспособления животных организмов к условиям существования. И именно исходя из этой принципиально новой установки, он пересмотрел и самую терминологию, призванную характеризовать каждое звено рефлекторного акта и рефлекторный акт в целом. Он определил рефлекторное движение как движение отраженное, возникающее в ответ на те или иные сигналы внешней среды, новаторски пересмотрел соответствующие термины, обоснование которых и дано в книге «Физиология нервных центров».

В одном из разделов книги Сеченов пишет: «Если нервный аппарат дает явления, протекающие по типу рефлексов, то в состав его непременно входят следующие части: воспринимающая раздражение поверхность; нерв, связывающий ее с нервным центром; нервный центр и, наконец, нерв, идущий отсюда к рабочему органу. Воспринимающую поверхность часто называют чувствующей и переносят то же имя на ее нерв; но это обозначение непригодно, потому что раздражение таких поверхностей не всегда сопровождается сознательными ощущениями. Уместнее всего было бы назвать поверхность *сигнальной*, нерв ее — *сигнальным проводником*, а за нервом, идущим к рабочему органу, оставить прежнее имя *двигательного* проводника или привода»**.

Под этим углом зрения Сеченов рассматривает и физиологические особенности самих нервных центров и особенности так называемых интрацентральных связей.

Формулируя свое учение о рефлексах, И. М. Сеченов определяет рефлексы как *отраженные движения*, «которые происходят не иначе, как вслед за раздражением кожи, и на-

* См. стр. 664 настоящего тома.
** См. стр. 685.

зываются поэтому также *невольными*». Останавливаясь на различно сложных рефлекторных актах, Сеченов подчеркивает, что это проявление «*целесообразно устроенного механизма — так называемого рефлекторного аппарата*»*.

И. М. Сеченов твердо стоял на позициях, согласно которым рефлекторная деятельность — основная закономерность физиологии животных организмов. Он постоянно подчеркивал, что нельзя проводить грани между рефлекторной деятельностью, постоянно имеющей толчок извне, и так называемой автоматической деятельностью нервных центров, которая, по мнению многих его современников, будто бы действует по какому-то другому принципу, независимо от воздействия внешней среды. Исходя из своей единственно правильной научной концепции об единстве организмов и внешней среды, Сеченов по этому поводу категорически утверждает: «Другими словами, и в категории «автоматической деятельности» центры действуют не иначе, как под воздействиями извне и согласуют с такими импульсами деятельность рабочего снаряда» **.

Широкие перспективы были открыты И. М. Сеченовым для анализа роли нервной системы в деятельности животных организмов в их многогранных взаимоотношениях с разнообразными факторами условий существования. Сеченов считал, что имеют место такие формы взаимоотношений организма с внешней средой при помощи нервной системы, которые осуществляются при посредстве органов чувств и имеют уже сознательную форму. Он при этом, как и в прежних своих работах, говорит о так называемых «заученных движениях», которые, «в свою очередь, развиваются не иначе, как под влиянием жизненных потребностей и, раз развившись, отличаются от инстинктивных лишь большею подвижностью связи между движением и чувствованием»***.

---

* См. стр. 714 настоящего тома.

** См. стр. 683.

*** См. стр. 681.

Говоря о заученных движениях, И. М. Сеченов, конечно, в форме догадки, характеризует ту область условнорефлекторных реакций, которая впервые получила ясное освещение и экспериментальное обоснование в гениальных трудах И. П. Павлова. Говоря о той области явлений, «где чувствование превращается в *повод* и *цель*, а движение — в *действие*», Сеченов указывает, что «эта область уже лежит за пределами физиологического исследования. Впрочем, последнее, строго говоря, останавливается на управлении движений деятельностями высших органов чувств, потому что физиологический опыт не прикладывался еще к области специальных инстинктов и едва-едва коснулся заученных движений»*.

И. М. Сеченов писал это в начале 90-х годов XIX в., когда И. П. Павлов только что приступил к постановке своих знаменитых опытов, приведших его в последующем к созданию «настоящей физиологии головного мозга».

Рассматривая свою работу и работу И. М. Сеченова как единое целое и оценивая историческую роль русских ученых в разработке строго научного подхода к изучению физиологии нервной деятельности, в том числе и высшей, И. П. Павлов с чувством гордости писал: «Да я рад, что вместе с Иваном Михайловичем и полком моих дорогих сотрудников мы приобрели для могучей власти физиологического исследования вместо половинчатого весь нераздельный животный организм. И это — целиком наша русская неоспоримая заслуга в мировой науке, в общей человеческой мысли»**.

---

* См. стр. 681 настоящего тома.

** И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. I, изд. АН СССР, 1941, стр. 27.

ПРИМЕЧАНИЯ*

ВЛИЯЮТ ЛИ НЕРВЫ НА ПИТАНИЕ

[1] Статья «Влияют ли нервы на питание» — одна из наиболее ранних работ И. М. Сеченова. Она посвящена вопросу, который впоследствии вырос в проблему нервной трофики, занимающей важное место в физиологии нервной системы. Статья была опубликована в «Московской медицинской газете» за 1858 г., № 35 (стр. 281—285) и № 36 (стр. 289—293). С тех пор не перепечатывалась. *Стр. 9.*

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОТРАВЛЕНИИ РОДАНИСТЫМ КАЛИЕМ

[2] Статья «Einiges über die Vergiftung mit Schwefelcyankalium» была напечатана в [Virchow's] Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin за 1858 г., Bd. 14, с. 356—370. На русский язык переводится впервые.

В переводе сохранено старое написание формулы роданистого, или, как его тогда называли, серноцианистого калия.

Данная статья явилась итогом экспериментального исследования, выполненного Сеченовым в физиологической лаборатории Лейпцигского университета, руководимой О. Функе, о котором Сеченов с благодарностью упоминает в конце статьи (см. стр. 34 настоящего тома). В «Автобиографических записках» Сеченов подробно раскрывает мотивы, побудившие его отправиться на зимний семестр 1857 г. в Лейпциг в лабораторию О. Функе для осуществления давно созревших у него экспериментальных замыслов. Еще в студенческие годы Сеченов знал о существовании учебника физиологии О. Функе, и его прельщала перспектива поработать в лаборатории этого ученого. (Впоследствии Сеченов содействовал выходу в свет на русском языке «Учебника физиологии» Функе. Перевод Литвинова, под редакцией И. М. Сеченова, вып. 1—2, СПб., изд. книжного магазина Черкесова, 1872—1873).

---

* В конце каждого примечания указывается страница, к которой оно относится. — *Ред.*

В лабораторию Функе Сеченов прибыл с намерением изучать влияние алкоголя на азотистый обмен, на мышцы и нервную систему. В ходе работы над этой темой Сеченов натолкнулся на статью Клода Бернара, в которой сообщались результаты опытов с роданистым (серноцианистым) калием, обнаружил в них ошибку и попутно с основной серией экспериментов поставил опыты по проверке данных Бернара. Так возникло исследование, закончившееся публикацией настоящей статьи.

Вот как вспоминает об этом И. М. Сеченов: «В то время, благодаря выработанным Дюбуа-Реймоном способам исследования и благодаря недавним и много шума наделавшим опытам Кл. Бернара с действием на нервы и мышцы кураре, опыты с влиянием различных ядов на мышечную и нервную систему были в большом ходу, и я, попутно с изучением влияния алкоголя, повторял на лягушке чужие опыты с влиянием на нервы и мышцы разных других ядов. Под руку подвернулись между прочим опыты Кл. Бернара с действием серноцианистого калия, и, повторяя оные, я нашел в них ошибку. Дело в том, что в парижскую лабораторию тогда еще не проникли из Германии различные виды электрического раздражения нервов и мышц, и Бернар все еще употреблял для возбуждения их pince électrique — циркуль с медным и цинковым концами. Таким образом, описание на немецком языке собственных опытов, с поправкой замеченной ошибки, стало моим первым, очень немудрым ученым произведением, удостоившимся быть напечатанным» (см. И. М. Сеченов — «Автобиографические записки», Изд. АН СССР, 1945, стр. 85—86).

Эта более чем скромная оценка, данная самим И. М. Сеченовым своей статье о роданистом калии, ни в какой степени не умаляет объективного значения этой ранней работы И. М. Сеченова. *Стр. 19.*

МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ БУДУЩЕЙ ФИЗИОЛОГИИ АЛКОГОЛЬНОГО ОТРАВЛЕНИЯ

[3] Эта работа представляет собой диссертацию И. М. Сеченова на степень доктора медицины. Материалы для диссертации Сеченов начал собирать во время пребывания за границей в конце летнего семестра 1857 г. Тема диссертации возникла не случайно. В «Автобиографических записках» Сеченов писал, что, работая в лаборатории медицинской химии в Берлине под руководством известного физиолога-химика Гоппе-Зейлера, он поделился своими замыслами о теме диссертации с руководителем, который, как замечает Сеченов, «вполне одобрил задуманный мною план заняться острым отравлением алкоголем, естественно вызванный в моей голове ролью водки в русской жизни; и в его же лаборатории были произведены мною: исследование выдыхаемого воздуха на алкоголь, измерение количества выдыхаемой пьяным животным CO_2, влияние алкогольного опьянения на температуру тела (в артериях, венах и пря-

мой кишке) и опьянение вдыхаемыми парами алкоголя» («Автобиографические записки», 1945, стр. 74).

Переехав из Берлина в Лейпциг (1857), Сеченов приступил к первым опытам в физиологической лаборатории О. Функе. Часть этих опытов он ставил на самом себе, измеряя суточное выделение мочевины и мочевой кислоты при одном и том же пищевом режиме — в обычных условиях и в условиях употребления алкоголя («Автобиографические записки», стр. 85).

Первая серия опытов дала неудовлетворительные результаты из-за несовершенства методики, но это не сломило упорства Сеченова. Совершенно самостоятельно (уже в Вене в 1858 г. — в лаборатории Людвига) он сумел внести ценные технические изменения в методику, превратив абсорбциометр Л. Мейера в «кровяной насос» с возобновляемой пустотой и возможностью согревания крови. Этот факт сыграл большую роль в научном творчестве Сеченова, определив одно из направлений его дальнейших исследований. По этому поводу Сеченов писал: «Этим способом учение о газах крови было поставлено на твердую дорогу, и эти же опыты, равно как и длинная возня с абсорбциометром Л. Мейера, были причиною, что я очень значительную часть жизни посвятил вопросам о газах крови и о поглощении газов жидкостями» («Автобиографические записки», стр. 92).

Диссертацию Сеченов защитил в Петербурге в Медико-хирургической Академии. Еще до защиты работа была напечатана в «Военно-Медицинском журнале» (февраль 1860, ч. 77, стр. 107—170), а затем вышла отдельным изданием (СПб., 1860, стр. 64). С того времени работа эта больше не издавалась.

В настоящем томе текст воспроизводится из «Военно-Медицинского журнала» 1860 г. К отдельно изданной диссертации Сеченов приложил «тезы», содержание которых не связано с материалом диссертации; в настоящем томе «тезы» помещены в конце трудов Сеченова на стр. 864. *Стр. 35.*

[4] Употребленное несколько раз в этом сочинении понятие «симпатия» связано с учением Биша (Bichat) о взаимной связи животных отправлений организма. Эту связь Биша и называл симпатией. *Стр. 44.*

ПЕРЕРЕЗКА НЕРВА КАК УСЛОВИЕ НАРАСТАНИЯ ЕГО РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТИ

[5] Статья была напечатана в «Медицинском вестнике» за 1861 г., № 33 (стр. 301—306) и № 34 (стр. 313—317). С тех пор перепечатывалась лишь один раз в сборнике «Физиология нервной системы» под редакцией акад. К. М. Быкова, вып. II, Медгиз, 1952, стр. 78—86. В настоящем томе воспроизводится текст из «Медицинского вестника», 1861. *Стр. 101.*

О ЖИВОТНОМ ЭЛЕКТРИЧЕСТВЕ

[6] Эта фундаментальная работа представляет собой курс лекций о животном электричестве, прочитанный И. М. Сеченовым в Петербургской Медико-хирургической Академии в 1862—1863 гг. В настоящем томе воспроизводится текст единственного издания этой работы Военно-Медицинским департаментом (СПб., 1862). По поводу этого курса лекций Сеченов вспоминает: «Исполняя приказ начать чтения тотчас же по получении места, я мог начать читать лекции по никем незнаемому в то время в России животному электричеству. В какой мере для России того времени это учение было новостью, может служить следующее обстоятельство. Лекции я составлял подробно, от слова до слова, и получил через это возможность напечатать их в течение этого же года в «Военно-Медицинском журнале». Не знаю, кто мне посоветовал, но эта вещь была представлена на какую-то премию в Академии Наук, и я получил за нее 700 рублей» («Автобиографические записки», стр. 113).

Решение о присуждении И. М. Сеченову награды за книгу «О животном электричестве» основывалось на заключении академика Ф. В. Овсянникова, подвергшего книгу Сеченова весьма обстоятельному разбору. «Лекции проф. Сеченова о животном электричестве составляют явление радостное в нашей учебно-медицинской литературе. Имя автора, известного нам некоторыми очень дельными учеными статьями, служит уже ручательством в достоинстве их», — такими словами начиналось «Мнение академика Ф. В. Овсянникова о книге Сеченова «О животном электричестве». Далее следовали критические замечания по поводу отдельных мест, вызвавших у рецензента сомнения. Предвидя, что сочинению Сеченова суждено стать настольной книгой для всех тех, кто пожелает ознакомиться с учением о животном электричестве, и что книга, несомненно, потребует второго издания, Овсянников счел своим долгом обратить внимание Сеченова на допущенные им неточности, ошибки и противоречия. Он насчитал не менее сорока мест в книге Сеченова, нуждающихся в исправлении. Овсянников отметил некоторые технические недостатки опытов Сеченова (например, применение недостаточно чувствительного мультипликатора, употребление Сеченовым обыкновенной замыкательной подушки, дающей слишком большое сопротивление, вместо дуги из цинка и т. п.) и указал пути их устранения. В некоторых замечаниях Ф. В. Овсянников упрекал Сеченова в игнорировании или неточном истолковании данных, установленных другими авторами (неправильное приписывание Гальвани ошибки в вопросе о сокращении мышц, игнорирование теории Дюбуа-Реймона об астатичной паре игл, ошибочная оценка исправительного магнита, пренебрежение указаниями Дюбуа-Реймона о положениях, при которых мышца вызывает отклонение

стрелки, неверная трактовка отношения гипотез Дюбуа-Реймона и Гельмгольца, расхождение с взглядами Пфлюгера на способы возбуждения нерва индукционным током вторичной спирали и пр.).

Ф. В. Овсянников по ряду пунктов расходится с Сеченовым в трактовке полученных фактов и наблюденных явлений (о причинах невозможности определить силу мышечных и нервных токов, об изменении оптических свойств мышц, наблюдаемых под микроскопом, о значении суммирования эффектов для изучения нервной и мышечной деятельности, о причине покоя стрелки при разрядке лейденской банки, о причинах неудач опытов по изучению электротона у лягушек, зимующих в неволе, о разнице в действии постоянного тока на нерв и на мышцу и т. д.). К недостаткам книги Сеченова Овсянников относит также неправильное применение некоторых терминов и выражений («препятствие в цепи» — вместо «сопротивление в цепи», «передача движений воли по нервам» — вместо «передача волевых движений», «восприимчивость» — вместо «раздражимость» и т. п.). Подводя итоги, Ф. В. Овсянников писал: «Лекции, несмотря на свои недостатки, обнаруживают в Сеченове знатока дела, который на этом поприще может браться за решение самых трудных вопросов и поставит со временем свое имя наряду с именами лучших иностранных электрофизиологов» (см. «Тридцать второе присуждение учрежденных П. Н. Демидовым наград», 5 июня 1863, СПб., 1863, стр. 76—92).

В последнем отношении Ф. В. Овсянников оказался прав. Действительно, книга Сеченова о животном электричестве, наряду с другими его электрофизиологическими работами (особенно «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки»), явилась стимулом для творческой разработки проблем электрофизиологии и способствовала созданию русской школы электрофизиологов. Характерно, что даже пресса, далекая от прогрессивных направлений общественной мысли 60-х годов, не могла не отдать должное замечательной работе Сеченова о животном электричестве. Так, в «Русском вестнике» (1864 г. № 7, стр. 346—359) был помещен обстоятельный обзор книги Сеченова. Автор обзора писал: «Благодаря г. Сеченову, наша литература имеет теперь ясное и вместе с тем глубокое критическое изложение современного состояния одного из самых трудных и запутанных вопросов физиологии, изложение, в котором не только разобраны результаты многочисленных исследований, но и с особенною тщательностью, показывающею близкое практическое знакомство с предметом, описаны приемы и методы точных исследований, играющие столь важную роль в современной физиологии» (там же, стр. 347—348).

Интерес к этой проблеме никогда не угасал у Сеченова. Многочисленные ученики Сеченова своими исследованиями углубляли развиваемые в данном сочинении идеи, обогащая эту область знания новыми фактами

и закономерностями (Введенский, Тарханов, Вериго, Самойлов и др.). Уже в конце своей научной деятельности (1899) Сеченов вернулся к вопросам, затронутым им в данном сочинении, но уже в историческом разрезе. На заседании отделения физиологии Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии Сеченов прочитал речь «О деятельности Гальвани и Дюбуа-Реймона в области животного электричества» (опубликована в «Трудах Физиологического Института Московского Университета» 1899, т. 5, вып. 3, стр. 1—8). *Стр. 117.*

[7] Вольта был профессором гимназии в Комо (Италия). *Стр. 130.*

ИССЛЕДОВАНИЕ ЦЕНТРОВ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ, В МОЗГУ ЛЯГУШКИ

[8] Эта статья была опубликована одновременно на двух языках: на русском языке — в «Медицинском вестнике», 1863, №№ 1, 2, 3 и на французском языке в «Comptes rend. d. l'Acad. de Science», Paris, 1863, т. 56 — под названием: «Sur les centres modérateurs des mouvements réflexes dans le cerveau de la grenouille». Впервые статья была перепечатана в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. I (стр. 29—45). В настоящем томе воспроизводится текст из «Медицинского вестника», 1863.

Этой работой Сеченов открыл серию своих исследований, посвященных проблеме задерживания или торможения рефлексов и составивших целую эпоху в развитии физиологической мысли. Огромное значение открытий Сеченова в этой области не раз подчеркивал И. П. Павлов. С этой работой связаны более поздние статьи Сеченова, в которых он добавлял все новые и новые экспериментальные факты к первоначальным данным. Некоторые из этих статей носят полемический характер. В них Сеченов возражает против тех нападок и критических замечаний на его теорию торможения, которые то и дело появлялись в печати. Критические статьи А. Герцена и его учителя Шиффа, Гольтца, Мунка, Циона и др., как правило, основывались только на первых опытах Сеченова. Авторы этих статей вольно или невольно игнорировали последующие работы Сеченова, а в своих контрольных опытах нередко нарушали предъявляемые Сеченовым методические требования, в связи с чем получались искаженные результаты и иное их толкование.

В настоящий том включены все значительные работы Сеченова, посвященные данной проблеме, в том числе и печатавшиеся только на немецком языке. Рассматриваемые в хронологическом порядке, они отражают ход исследовательской мысли Сеченова и дают представление о напряженных поисках Сеченовым физиологического объяснения явлений торможения. Лучше всего сам Сеченов обрисовал путь своих исканий в этой области в замечаниях по поводу статьи С. И. Мельцера «Торможение», публикуемых в настоящем томе (см. стр. 550). Очень ярко была

обрисована история развития сеченовской проблемы центрального торможения Н. Е. Введенским (см. ст. Х. С. Коштоянца, стр. 888).

В советский период появлялись время от времени статьи, посвященные оценке сеченовских работ в области торможения в свете новых физиологических факторов и открытий. См., например, статью на эту тему М. А. Панкратова «Учение И. М. Сеченова о торможении» (Известия Научного Института им. П. Ф. Лесгафта, том XXII, 1940, стр. 207—230). Автор излагает историю вопроса, разбирает различные точки зрения, приводит относительно полный указатель литературы, освещающей взгляды сторонников и противников учения Сеченова о торможении. В частности, достаточно подробно изложены в этой статье взгляды Шиффа и Герцена, Гольтца, Фрейсберга и Циона, выступавших с возражениями против теории Сеченова и оспаривавших не только толкование установленных им фактов, но иной раз и самые факты. Приведены также основные экспериментальные данные из работ Пашутина, Спиро, Тарханова, Сусловой, Симонова и др., подтвердивших и частью расширивших фактический материал сеченовских опытов и укрепивших теоретические позиции Сеченова. *Стр. 361.*

О МЕХАНИЗМАХ В ГОЛОВНОМ МОЗГУ ЛЯГУШКИ, УГНЕТАЮЩИХ РЕФЛЕКСЫ СПИННОГО МОЗГА

9 Эта статья опубликована впервые в 1907 г. в первом томе посмертного собрания сочинений И. М. Сеченова, вышедшего с подзаголовком «Экспериментальные исследования». С этого издания мы ее и перепечатываем в настоящем томе.

Специальная комиссия в составе М. А. Мензбира, Л. З. Мороховца и М. Н. Шатерникова, осуществлявшая посмертное издание сочинений И. М. Сеченова, исходила при подборе материалов для этого издания из воли самого автора. В частности, следуя указаниям И. М. Сеченова, комиссия не ограничилась опубликованием одних только работ, написанных И. М. Сеченовым на русском языке, а внесла в посмертное издание несколько статей, опубликованных в свое время И. М.Сеченовым на других языках. Как сообщает комиссия, работы эти были «переведены и отчасти переработаны для посмертного издания самим Иваном Михайловичем и включены комиссией в состав I тома» (из предисловия к собранию сочинений И. М. Сеченова, том I, М., 1907, стр. V—VI). Статья «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга» была опубликована Сеченовым в 1863 г. на немецком (с посвящением своему учителю Людвигу) и французском языках: 1) «Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarkes im Gehirne des Frosches» (Berlin, 1863, S. 51). 2) «Etudes

physiologiques sur les centres modérateurs des mouvements réflexes dans le cerveau de la grenouille» (Ann. de Sc. nat., t. 19, ser. 4, 1863, p. 109—134).

Сличение русского текста, подготовленного И. М. Сеченовым к печати в 1904 г. (см. сноску к заключительной части статьи, стр. 397 настоящего тома) с немецким и французским текстами, относящимися к 1863 г., показывает, что русский вариант ближе всего к немецкому и воспроизводит, правда с некоторыми сокращениями — основной фактический материал немецкого оригинала. Читатель имеет возможность познакомиться с немецким вариантом, не обращаясь к изданию 1863 г., так как он полностью перепечатан в выпущенном для иностранных делегатов к XV международному конгрессу физиологов томе избранных трудов И. М. Сеченова см. I. Setchenow—Selected Works, M., 1935, стр. 159—176). Русский вариант 1907 г. перепечатывался: 1) в томе «Избранных трудов» И. М. Сеченова, опубликованном на русском языке к XV международному конгрессу физиологов, изд. ВИЭМ, М., 1935, 2) в «Избранных философских и психологических произведениях» И. М. Сеченова, под ред. И. М. Каганова, ОГИЗ, 1947, 3) в сборнике «Физиология нервной системы», Медгиз, М., 1951, вып. 1. При подготовке к печати русского варианта И. М. Сеченов, естественно, исключил те места, которые частью устарели, частью получили новое освещение в связи с позднейшими, добытыми им самим и его учениками данными. Поэтому последняя редакция, которую нужно датировать 1904 годом, значительно сокращена по сравнению с редакцией 1863 г. Подвергнув эту статью критической переоценке через сорок с лишним лет после ее написания, Сеченов ограничился лишь кратким замечанием, пояснившим, почему он счел необходимым опустить изложение результатов опытов, касающихся возбуждения спинномозговой оси с кожи (см. стр. 397 настоящего тома). *Стр. 388.*

ПРИБАВЛЕНИЯ К УЧЕНИЮ О НЕРВНЫХ ЦЕНТРАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ

[10] Статья была напечатана в «Медицинском вестнике», 1863, № 34 (стр. 309—312) и № 35 (стр. 317—320) и перепечатывалась лишь один раз в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. 1, стр. 46—51. В настоящем томе воспроизведен текст из «Медицинского вестника», 1863. *Стр. 399.*

НОВОЕ ПРИБАВЛЕНИЕ К УЧЕНИЮ О МЕХАНИЗМАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ

[11] Статья была напечатана в «Медицинском вестнике», 1864, № 15, стр. 133—157. С тех пор перепечатывалась один раз в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. 1, стр. 61—66. В настоящем томе воспроизводится по «Медицинскому вестнику», 1864. *Стр. 408.*

[12] «Бронджистово явление», часто упоминаемое в статье, названо так по имени голландского физиолога, впервые описавшего это явление (см. Brondgeest—Arch. f. Anat. Physiol u. wiss. Medizin, 1860, стр. 703. Сеченов подробно останавливается на сущности этого явления в «Физиологии нервной системы», СПб., 1866, стр. 206—208. *Стр. 410.*

ЕЩЕ О ЦЕНТРАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ОТРАЖЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ У ЛЯГУШКИ

[13] Статья была напечатана в «Медицинском вестнике», 1864, № 41 (стр. 385—388) и № 42 (стр. 993—996) и воспроизводится в настоящем томе по тексту «Медицинского вестника». Перепечатывалась статья только один раз — в сборнике «Физиология нервной системы», 1951, вып. III, кн. 1, стр. 67—72. Упоминаемое в статье «явление Бернштейна» разъяснено Сеченовым на стр. 424 настоящего тома. Оно впервые описано в статье: Bernstein—Untersuchungen über d. Mechan. d. regulat. Herznervensyst. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1864. Разъяснение этого явления Сеченов дает также в «Физиологии нервной системы», 1866, стр. 308—310. *Стр. 416.*

НОВЫЕ ОПЫТЫ О ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ МЕХАНИЗМАХ В МОЗГУ ЛЯГУШКИ, ОПРОВЕРГАЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ, ПРОИЗВЕДЕННЫЕ В ЛАБОРАТОРИИ ШИФФА

[14] Работа «Neue Versuche über die Hemmungsmechanismen im Gehirn des Frosches, als Erwiderung auf die im Laboratorium des Hrn. M. Schiff ausgeführten untersuchungen» была напечатана в «Bull. de l'Acad. de Science de St.-Pétersbourg» (сер. 3, 1865 г., т. 8, янв., столб. 145—162).

В переводе на русский язык появляется впервые. Работа носит в основном полемический характер. В ней приведен далеко не весь экспериментальный материал, которым располагал Сеченов. Вот почему вслед за опубликованием этого исследования Сеченов в соавторстве с В. В. Пашутиным напечатал отдельной книжкой более подробное изложение всех экспериментальных данных, полученных при всестороннем изучении задерживающих механизмов в мозгу лягушки. *Стр. 425.*

НОВЫЕ ОПЫТЫ НАД ГОЛОВНЫМ И СПИННЫМ МОЗГОМ ЛЯГУШКИ

[15] Эта работа, написанная И. М. Сеченовым и В. В. Пашутиным, тогда еще студентом, вышла отдельной книгой в СПб., в 1865 г. Одновременно книга вышла на немецком языке под названием: «Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches», Berlin, 1865, 96 S. С тех пор перепечатывалась один раз — в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. 1 (с. 73—116). В настоящем томе воспроизводится по изд. 1865 г.

Экспериментальные данные этого исследования частично повторяют

материалы предыдущей статьи. В интересах цельности эти повторения сохранены в настоящем томе.

Эта работа внесла ряд существенно новых фактов в учение о торможении, значительно расширив и углубив первоначальное представление о механизмах задерживания рефлексов. Опыты И. М. Сеченова и В. В. Пашутина с слабым электрическим раздражением нервной системы показали, что угнетение рефлексов при раздражении средних частей головного мозга обусловлено не утомлением спинного мозга. Опыты И. М. Сеченова и В. В. Пашутина с длительным раздражением сильным электрическим током области четверохолмия доказали, что представление о неизбежном истощении после длительного раздражения лишено оснований, так как вслед за начальным угнетением рефлексов наблюдалось их восстановление, а через небольшой промежуток времени—вторичное угнетение. Этим открывался путь к изучению фазовых состояний процессов возбуждения и угнетения при длительном раздражении. Затем установлен был факт расхождения между рефлексами на действие кислоты и тактильными рефлексами, вызывавшимися раздражением кожи ног кисточкой; оказалось, что в то время, как одни рефлексы тормозились, другие — повышались. На основании этого последнего факта авторами и было сделано одностороннее (и тем самым ошибочное) заключение об отсутствии в теле лягушки задерживательных механизмов для осязательных рефлексов (см. стр. 509 и выводы 14 и 15 на стр. 520).

Все добытые И. М. Сеченовым и В. В. Пашутиным новые факты и их толкование были подкреплены работами учеников Сеченова. Так, П. Спиро установил, что перерезка седалищного сплетения на одной стороне оказывает угнетающее влияние на рефлексы противоположной стороны, и доказал, что причина этого тормозящего действия коренится в раздражении центрального конца центростремительных волокон перерезкой (см. П. Спиро. «Опыты над изменением раздражительности спинного мозга под влиянием перерезок различных отделов нервной системы при целости головного мозга». «Медицинский вестник», 1867, № 34).

Н. Суслова своими опытами на лимфатических сердцах лягушки установила в числе других важных фактов и тот факт, что торможение деятельности этих сердец зависит от целости зрительных бугров и сохранности симпатических связей между мозгом и симпатической цепочкой (см. работу Сусловой в приложениях к настоящему тому и ссылки на опыты Сусловой в статье Сеченова — «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки» — стр. 554). Большое значение имели опыты Л. Симонова, изучавшего рефлекторные явления на щенятах в возрасте до $1^1/_2$ месяца и пришедшего к выводу, что в мозгу собаки существует механизм, аналогичный механизму задерживания рефлексов у лягушки (см. Л. Н. Симонов. «Опытное доказательство суще-

ствования «центров, задерживающих рефлексы» у млекопитающих животных». «Военно-Мед. журн.», часть XCVII, кн. 10, раздел II, стр. 67, 1866 г., она же на немец. языке в Arch. f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin, 1866, S. 545). Работа Ф. Ю. Маткевича, на которую Сеченов и Пашутин ссылаются в прибавлении к гл. II (стр. 510), называется: «О действии алкоголя, стрихнина и опия на центры, задерживающие отраженные движения в мозгу лягушки» («Медицинский вестник», 1864, №№ 1, 2, 3, 4).

Взгляды Сеченова на природу торможения нашли также подтверждение в ряде работ иностранных авторов: Ранке, Нотнагеля, Левиссона и др. (см. J. Ranke. Untersuchungen über die chemischen Bedingungen der Ermüdung des Muskels, Zeitschr.r ation. Med., Bd. 25, 1865; H. Nothnagel—Bewegungshemmende Mechanismen im Rückenmark des Frosches. Zbl. f. d. med. Wissensch., 1869; Lewisson. Ueber Hemmung der Thätigkeit der motorischen Nervencentra durch Reizung sensibler Nerven, Arch. f. Anat., Physiol. u. Medizin., 1869).

Даже такие физиологи, как Гольтц и Шифф, решительно защищавшие теорию истощения, против которой выступают в настоящей работе И. М. Сеченов и В. В. Пашутин, вынуждены были под давлением фактов отказаться от этой теории и все больше и больше склонялись к представлениям, близким к взглядам Сеченова (см. F. Goltz. Ueber die Verrichtungen des Grosshirns, Pfl. Arch., Bd. 1, 1876, Bd. 14, 1877, Bd. 20, 1879).

Сам Сеченов вносил все новые и новые факты в свое учение о торможении и не переставал время от времени публиковать статьи, в которых сообщал результаты новых исследований в этой области. Все эти работы помещены в хронологической последовательности в настоящем томе.

ЕЩЕ О ЗАДЕРЖИВАНИИ ОТРАЖЕННЫХ ДВИЖЕНИЙ У ЛЯГУШКИ

16 Статья «Weiteres über die Reflexhemmungen beim Frosche» была напечатана в Zeitschrift für ration. Medizin, 1865, 3 R., Bd. 23, S. 6—15. На русском языке появляется впервые. В статье приводятся новые экспериментальные факты, на основании которых Сеченов расширил и углубил свой первоначальный взгляд на природу торможения и наметил пути для дальнейшего изучения этой проблемы. *Стр. 521.*

О НЕРВНЫХ ПУТЯХ, СВЯЗЫВАЮЩИХ ПЕРЕДНИЕ И ЗАДНИЕ КОНЕЧНОСТИ ЛЯГУШКИ

17 Статья «Ueber die Nervenbahnen welche die vorderen und die hinteren Extremitäten des Frosches untereinander verbinden» была напечатана в Zbl. f. d. medizinische Wissenschaft, 1865, № 52, стр. 817—819, № 53, стр. 833—836, № 54. стр. 849—851. На русском языке появляется впервые. *Стр. 533.*

ДАЛЬНЕЙШЕЕ ДОБАВЛЕНИЕ К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ СПИННОГО МОЗГА У ЛЯГУШКИ

[18] Статья «Nachträglicher Zusatz zur Frage über die Einrichtung des Froschrückenmarkes» была напечатана в Zbl. f. d. medizinische Wissenschaft, 1866, № 3, стр. 33—35. На русском языке появляется впервые. *Стр. 543.*

ЗАМЕТКА О ЗАДЕРЖИВАНИИ ОТРАЖЕННЫХ ДВИЖЕНИЙ

[19] Статья «Notiz, die Reflexhemmung betreffend» была напечатана в Zeitschrift f. ration. Medizin, 1866, 3 R, Bd. 26, с. 292—294. На русском языке появляется впервые. *Стр 545.*

ЗАМЕЧАНИЯ К СТАТЬЕ С. И. МЕЛЬЦЕРА «ТОРМОЖЕНИЕ», ПОМЕЩЕННОЙ В «NEW YORK MEDICAL JOURNAL»

[20] Статья «Ein Zusatz zu dem Artikel «Inhibition» von s. I. Meltzer in «New York Medical Journal», 1899», была опубликована И. М. Сеченовым на немецком языке в журнале «Le Physiologiste Russe», 1901, т. 2. № 31—33, с. 246—250.

В переводе на русский язык появилась впервые в 1935 г. в томе «Избранных трудов» И. М. Сеченова, выпущенных к XV Международному физиологическому конгрессу (Издательство ВИЭМ). В настоящем томе воспроизводится текст этого перевода, оказавшегося — по сличении его с оригиналом — весьма точным (нами сделаны лишь незначительные редакционные исправления). Название статьи приведено в соответствие с названием на немецком языке.

[21] С. Мельцер (1851—1920) — выходец из Курляндии, изучал медицину в Германии, в 1883 г. переехал в США, с 1907 г. руководил отделом физиологии и фармакологии в Рокфеллеровском ин-те. Основные работы он посвятил изучению роли торможения в акте глотания, в связи с чем опубликовал специальное исследование о механизмах торможения. Выдвинул собственную концепцию торможения. В анализе литературы вопроса ссылался лишь на первые статьи Сеченова, не будучи осведомлен о последующих его работах, чем и вызвано появление замечаний Сеченова на статью Мельцера. *Стр. 548.*

ОБ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ И ХИМИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЧУВСТВУЮЩИХ СПИННОМОЗГОВЫХ НЕРВОВ ЛЯГУШКИ

[22] Работа вышла одновременно отдельным изданием на русском языке (СПб., 1868, 52 стр.) и на немецком языке под названием: «Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches»

(Graz, 1868, 69 S.) В первом томе посмертного собрания сочинений И. М. Сеченова (1907) работа эта помещена в значительно сокращенном виде под названием «Электрическое и химическое раздражение чувствующих спинномозговых нервов лягушки» (стр. 28—38). Хотя в подготовке к печати этого сокращенного варианта участвовал еще сам И. М. Сеченов, как об этом сообщает комиссия, осуществлявшая подбор материалов для посмертного издания, все же мы сочли целесообразным включить в настоящий том первоначальный текст по изданию 1868 г., дающий представление о всем многообразии опытов, поставленных И. М. Сеченовым для решения данного вопроса. В полном виде работа перепечатывается впервые (в «Избранных трудах», 1935 г. и в сборнике «Физиология нервной системы», 1951 г. содержится сокращенный вариант, являющийся точной копией с издания 1907 г.). Знакомство с первым полным изданием поучительно во многих отношениях: в нем всесторонне раскрывается экспериментальная сторона исследования, подробнее освещена история и состояние вопроса к моменту, когда И. М. Сеченов приступал к исследованию, шире развиты доказательства в пользу защищавшихся И. М. Сеченовым положений и показана преемственная связь данного исследования с работой Н. Сусловой, выполнившей под непосредственным руководством И. М. Сеченова экспериментальное исследование, посвященное физиологии лимфатических сердец лягушки (оно включено нами в настоящий том в виде приложения).

Сопоставление первой полной редакции настоящей статьи (1868) с последней редакцией (1907) свидетельствует о том, что при подготовке издания своих сочинений почти на исходе своей научной деятельности Сеченов, вновь обратившись к данной теме, счел целесообразным не только дать более сжатое изложение предмета, но и внести изменения в терминологию. Так, вместо «отражательные спинномозговые механизмы» Сеченов предпочел говорить о «рефлекторных снарядах спинного мозга», вместо «гальванические токи» он применял понятие «постоянные токи» и т. д. Все такого рода изменения ничего принципиально нового в работу не вносили.

Об упоминаемом на стр. 700 немецком физиологе О. Функе см. примечание 2. Другой немецкий физиолог В. Кюне, на опыты которого ссылается Сеченов в сноске на стр. 700, — автор учебника физиологической химии, переведенного под редакцией Сеченова на русский язык (Кюне В. — Учебник физиологической химии, перев. с нем. под ред. И. Сеченова, в 4 выпусках, СПб., изд. В. Ковалевского, 1866—1868).

Прямым продолжением опытов И. М. Сеченова, изложенных в данном сочинении, были исследования И. Р. Тарханова — ученика Сеченова (см. его работу: «О суммировании ударов постоянного и индукционного токов, падающих на чувствительный нерв лягушки». «Военно-Медиц. журнал», 1869, II, отд. II, стр. 103—120). *Стр. 554.*

К УЧЕНИЮ О ДЕЙСТВИИ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА НА СЕРДЦЕ

23 Совместная работа И. М. Сеченова и И. И. Мечникова «Zur Lehre über die Vaguswirkung auf das Herz» была напечатана в Zbl. f. d. med. Wissenschaft, 1873, № 11, 1873. На русском языке впервые появилась в сб. «Физиология нервной системы», вып. III, кн. 2, 1952, стр. 561—562. Для настоящего тома перевод сделан заново.

Когда И. И. Мечников лишен был возможности участвовать в начатой совместно работе, И. М. Сеченов продолжал исследования самостоятельно, поручив постановку некоторых опытов студенту Репяхову, впоследствии работавшему в качестве зоолога в Одесском ун-те. О ходе всей серии опытов И. М. Сеченов и Репяхов сообщили на двух заседаниях Новороссийского об-ва естествоиспытателей (протоколы обоих заседаний приводятся ниже в прим. 24). Значение публикуемых исследований, посвященных действию блуждающего нерва на сердце, освещено в специальной статье Х. С. Коштоянца (см. журнал «Успехи современной биологии», т. 38, в. 1 (4), 1954). *Стр. 608.*

ЕЩЕ О ДЕЙСТВИИ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА НА СЕРДЦЕ

24 Статья «Weiteres über die Vaguswirkung auf das Herz» является непосредственным продолжением предыдущей, но принадлежит одному И. М. Сеченову. Напечатана была в Zbl. f. d. med. Wissenschaft, 1873, № 19. На русском языке появилась впервые в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. 2. Для настоящего тома перевод сделан заново.

Приводим протоколы двух заседаний Новороссийского о-ва естествоиспытателей.

Протокол заседания Новороссийского общества естествоиспытателей 1 марта 1873 г.

В заседании под председательством Президента О-ва Я. Я. Вальца присутствовали 19 членов О-ва.

1. Г. студент Репяхов сообщил следующее:

В связи с исследованием влияния vagi на сердце, начатым проф. Мечниковым и Сеченовым, последний предложил г. Репяхову исследовать эффект продолжительного рефлекторного возбуждения лимфатических сердец и кровяного сердца с бродящего и симпатического нервов лягушки. — Исследование показало, что оба вида рефлексов периодичны. — Затем г. Репяхов перешел к раздражению на том же животном, к наблюдению кровяного сердца при раздражении vagi. Опыты делались на животных с разрушенным головным и спинным мозгом. Продолжи-

тельное раздражение названного нерва вызывает периодические остановки сердца, которых число может доходить до 4 в течение 1 часа. В промежутках между остановками учащения сердцебиений против нормы никогда не бывает.

2. Проф. И. М. Сеченов сообщил следующее:

Началом исследований, о которых только что сообщил г. Репяхов, послужили опыты проф. Мечникова над бродящим нервом и сердцем у черепахи (Emys europea). Он первый заметил и установил факт периодичности влияния vagi на сердце, тогда как до него прекращение первой остановки сердца в диастоле считалось признаком утомления раздраженного нерва, и опыты обыкновенно прерывались на этом моменте. — Факт периодич-

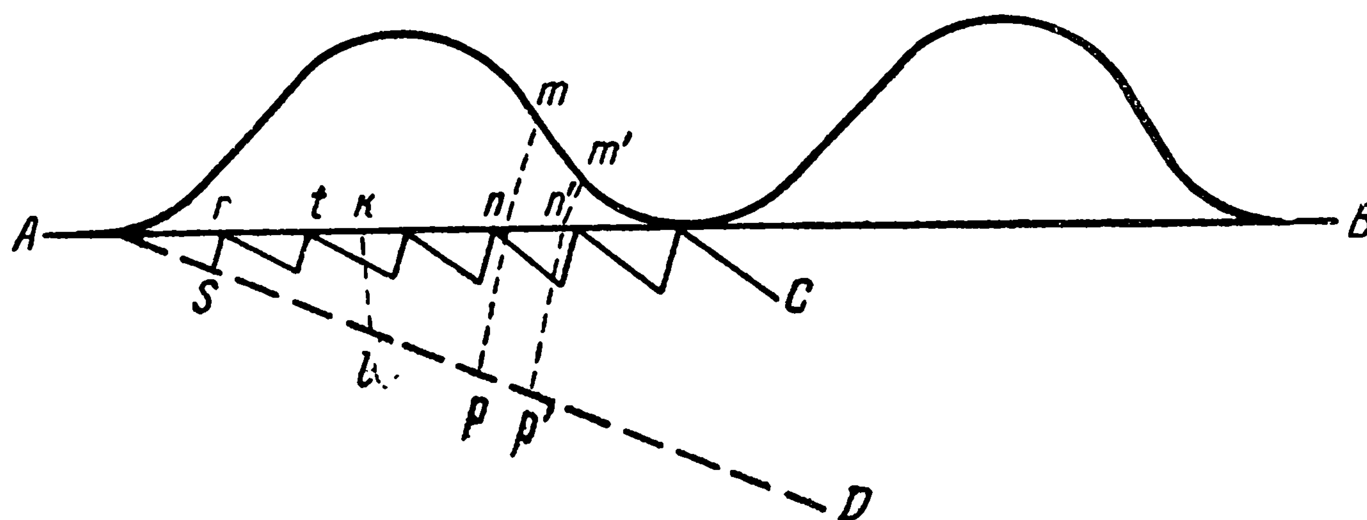


Рис. 1

ности непосредственно важен в следующих отношениях: 1) он представляет новый физиологический довод в пользу того, что vagus кончается в сердце в нервные центры; 2) он значительно удлиняет против прежнего время наблюдения за деятельностью сердца под влиянием тормозящего действия vagi и облегчает этим изучение самого действия; 3) факт этот открывает путь к проведению аналогий между бродящим нервом по отношению к сердцу и центростремительным нервом спинного мозга; наконец, 4) он послужит, как проф. Сеченов надеется, исходной точкой для установления периодичности деятельности нервных центров как общего свойства этих образований. По поводу последнего общеизвестного факта периодичности болевых ощущений проф. Сеченов напоминает о такой же периодичности в слышаньи тиканья часов. — Что касается до воззрения, которое можно составить себе в настоящую минуту относительно описываемого явления, то, применяясь к господствующему взгляду на vagus, как на тормоз сердца, отделенный от двигательных механизмов того же органа, следует признать, что деятельность этого тормоза представляет периодические нарастания и ослабления. С этой точки зрения может быть объяснена не только общая картина действия vagi, но и некоторые детали ее; например, почему у лягушки в отрицательные фазы действия тормоза

не замечается учащения сердцебиения, а у черепахи оно всегда есть. В самом деле, если представить себе действие тормоза в форме кривой AB (рис. 1), а периодические нарастания и спадения двигательных импульсов, производящих ритмическую деятельность сердца, в форме зубчатой кривой, то легко понять, что в положительный период торможения двигательные импульсы, не расходуясь на произведение движений, должны скопляться, суммироваться в сердце и, следовательно, постоянно возрастать. Нарастание это выражено на рисунке ординатами kl и пр. Пока торможение длится количество времени, меньшее, чем An, тормоз перевешивает двигательные импульсы в точке n, обе противодействующие силы равны между собою, а если в точке n' разность между ординатами $m'n'$ и $n'p'$, склонившаяся в сторону двигательных импульсов, уже достигла величины ординаты rS, то остановка сердца должна прекратиться и уступить место биению. Биение будет происходить, начиная отсюда, непрерывно, пока ординаты тормозящего действия во все последующие моменты раздражения будут ниже ординат, изображающих двигательные импульсы; притом биение будет чаще нормального, если разность между ординатами будет достигать величины rS в меньшие промежутки времени, чем происходит нормальное нарастание двигательных импульсов, и наоборот. Первое-то условие и имеет место у черепахи, тогда как второе выражено у лягушки.

По поводу сообщения проф. Сеченова проф. Бернштейн попросил разъяснения касательно некоторых частностей.

По поводу этого же сообщения лаборант П. А. Спиро заметил, что подобные исследования, кроме высокой важности в чисто физиологическом отношении, представляют большой интерес для патологов. В патологии известны случаи появления судорожных сокращений рубчатых мышц скелета (tetanus, trismus) в течение некоторых болезней, например, ран наружных покровов (даже после образования рубца), возвратного тифа и др. Припадки столбняка, раз появившись, повторяются (периодичность) вплоть до перерезки нерва, снабжающего чувствительностью пораненную область тела. Имея в руках опыты проф. Сеченова над эффектами продолжительного раздражения чувствующих нервов, появление «столбняка» в некоторых патологических случаях становится понятным. Он является, в самом деле, как следствие продолжительного, слабого механического раздражения нервов, которое они испытывают в глубине раны со стороны обрастающей их грануляционной и рубцовой ткани.

Наблюдения над деятельностью сердца во время «столбняка» ему [Спиро] неизвестны. Сопоставив опыты г. Репяхова с опытами проф. Сеченова, следует при этом ожидать изменения и в деятельности сердца. Припомнив затем, что «перебои» (ряд частых сокращений, за которыми следует пауза) представляют одно из самых обыкновенных патологических явлений (они

обыкновенно спутники всякого лихорадочного состояния), он выразил мысль, что на эффекты продолжительного раздражения нервных аппаратов следует смотреть как на *явления, переходные от нормальных к патологическим.*

Протокол заседания Новороссийского общества естествоиспытателей, 23 марта 1873 г.

Председательствовал г. президент Я. Я. Вальц.

2. В дополнение к сообщению, сделанному в заседании 1 марта, г. Репяхов сообщил следующее: при раздражении периферического конца vagi у лягушки с перевязанными аортами ни в один из пяти сделанных им опытов не получилось второй остановки сердца, хотя раздражение продолжалось 45 мин., 30 мин., 24 мин., 15 мин. после конца первой остановки, а без перевязки аорт вторая остановка обыкновенно наступает через 10—15 мин. после первой. В этом можно видеть указание на то, что при перевязке аорт эффект торможения деятельности сердца ослаблен, в чем можно предположить результат механического растяжения сердца или влияния на деятельность последнего венозности забравшейся в него крови, так как именно эти два условия вносятся в опыт перевязкою аорт. Опыты над растяжением сердца (вдавливанием в него собачьей serum через трубку, вставленную в одну из аорт) показали, что первый эффект названного влияния состоит обыкновенно в учащении сердечных ударов, но что затем следует замедление или даже повторяющиеся диастолические остановки. Раздражение vagi + растягивание сердца дают периодический эффект торможения, причем периоды средним числом менее продолжительны, чем без растягивания. Указанные результаты опытов с растягиванием сердца могут служить основанием для того, чтобы видеть причину, ослабляющую тормозящий эффект при перерезке аорт, в венозности застоявшейся в сердце крови. При этом ослабление торможения может зависеть или от того, что венная кровь пришпоривает двигательные механизмы сердца, или от того, что она действует в обратном направлении на тормоз. Из опытов, сделанных с целью решения этого вопроса, оказалось, что через 1—2 часа после перевязки аорт от раздражения vagi получается столь же резкая остановка, как и тотчас же после перевязки аорт, т. е. что в течение указанного времени (превышающего обыкновенную продолжительность опытов) влияние венной крови не действует ослабляющим образом на тормоз. Поэтому делается вероятным, что уменьшение тормозящего эффекта в опытах с перевязкой аорт обусловливается возбуждением двигательных механизмов сердца венозностью крови. Если к этому прибавить, что на черепахах с перерезанными бродящими нервами при раздражении одного из последних получается

совпадение дыханий с отдельными сердечными ударами, прерывающими продолжительную остановку, или с концом остановки (конечно, в том случае, если в данный промежуток времени случаются и дыхания, и биения сердца, чего может и не быть), то становится вероятным, что при нормальных условиях венная кровь составляет постоянный раздражитель, обусловливающий деятельность сердца.

3. Проф. И. М. Сеченов сообщил следующее: в 1867 г. при исследовании явлений локомоции у лягушки им, проф. Сеченовым, был замечен целый ряд аналогий между нервной системой локомоторного снаряда и сердца. В настоящее время аналогия эта обогатилась еще новыми тремя фактами. Два из них, именно значение за бродящим нервом центростремительного привода нервной системы сердца и периодичность эффекта возбуждения его, были уже предметом предыдущего сообщения проф. Сеченова. В настоящем заседании проф. Сеченов сообщил и третий факт, заключающийся в следующем: подобно тому как седалищный нерв по отношению к локомоторному снаряду заключает двигательные приводы, так vagus черепахи содержит волокна, ускоряющие деятельность сердца. К этому он был приведен следующей формой опытов: у черепахи, как известно, один из бродящих стволов нередко не действует тормозящим образом на сердце; раздражение таких-то стволов и производит очень резкое учащение сердцебиений. *Стр. 610.*

ЗАМЕТКА О МЕХАНИЗМАХ, ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ РЕФЛЕКСЫ

[25] В статье «Notiz, die reflexhemmenden Mechanismen betreffend» И. М. Сеченов вновь возвращается к вопросу, не перестававшему интересовать его в течение всей жизни. Поводом к появлению этой статьи послужили критические замечания Циона, направленные против высказанных Сеченовым взглядов на механизм торможения. Этим объясняется полемический характер статьи. Сеченов одновременно опубликовал три варианта этой статьи, два — на немецком, третий — на французском языке, — в следующих журналах: 1) [Pflüger's] Arch. f. d. gesamte Physiologie, 1875, Bd. 10, H. 2 u. 3, S. 163—164; 2) Bull. de l'Acad. de Sc. de St. Pétersb., сер. 3, 1875, т. 20, дек., 3) Mél. biol., 1875, t. 9, вып. 4. Сличение текстов этих статей показывает, что они отличаются друг от друга не по содержанию, а по форме. Мы перевели немецкий вариант из [Pflüger's] Archiv, 1875, как наиболее полный. *Стр. 613.*

[26] Цион И. Ф. (1842—1912) — профессор физиологии Петербургского ун-та (с 1870) и Медико-хирургической Академии (с 1872). В опровержение учения Сеченова о торможении Цион отстаивал взгляд на торможе-

ние как на следствие интерференции двух волн возбуждения, опираясь при этом на данные Бернштейна о волнообразном характере импульсов возбуждения в нерве. *Стр. 613.*

К ВОПРОСУ О ЗАДЕРЖИВАНИИ РЕФЛЕКСОВ

27 Статья «Zur Frage über die Reflexhenmungen» была опубликована одновременно на немецком языке в журнале «Bull. d. l'Acad. d. Sc. d. St.-Pétersb.», сер. 3, 1875, т. 20, и на французском языке в журнале Mél. biol., 1875, т. 9, вып. 4. В содержании обоих вариантов различий нет. На русском языке появляется впервые. (Мы перевели для настоящего тома немецкий вариант). Поводом к написанию статьи явилось неправильное истолкование физиологом Э. Брюкке взглядов Сеченова на природу торможения. Предвидя, что в дальнейшем он может быть ложно понят и другими физиологами, И. М. Сеченов решил свести воедино и обобщить свои многочисленные высказывания по данному вопросу. Настоящая статья может рассматриваться как краткий итог всех предшествующих работ И. М. Сеченова о торможении. *Стр. 616.*

28 Э. Брюкке (1819—1892) — видный немецкий физиолог, автор многочисленных работ по всем разделам физиологии, особенно по физиологии зрения и физиологии речи, в частности учебника физиологии, вышед шего в 1876 г. в двух томах на русском языке в переводе Н. Ковалевского, Ф. Овсянникова, И. Сеченова, Ф. Шереметьевского и И. Шелкова с прибавлениями Н. Любавина. *Стр. 616.*

ГАЛЬВАНИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ НА ПРОДОЛГОВАТОМ МОЗГУ ЛЯГУШКИ

29 Одновременно с опубликованием этой работы на русском языке («Врач», 1882, т. 3, №№ 42, 43, 44, 45) Сеченов поместил совершенно такую же, т. е. текстуально совпадающую работу в [Pflüger's] Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 27, 1882, под названием: «Galvanische Erscheinungen an dem verlängerten Marke des Frosches». Но еще до выхода в свет этих статей в «Bull. de l'Acad. d. Sc. d. St.-Pétersb.», сер. 3, 1882, т. 28, № 1 появилось на немецком языке предварительное сообщение с кратким изложением основных положений данной статьи. Совершенно аналогичное предварительное сообщение появилось на французском языке в Mél. biol., 1822, т. 11, вып. 4. Впоследствии работа несколько раз перепечатывалась: 1) в первом томе посмертного собрания сочинений И. М. Сеченова (1907); 2) в «Избранных трудах», выпущенных к XV Международному конгрессу физиологов (1935); 3) на немецком языке в тех же «Избранных трудах», предназначенных для иностранных делегатов XV конгресса и выпущенных в виде специального тома под названием «Selected Works»

(1935); 4) наконец, в сборнике «Физиология нервной системы», 1952, вып. III, кн. 1.

Текст статьи, напечатанный в посмертном издании 1907 г. и во всех последующих изданиях (1935, 1951), отличается от первоначального текста, помещенного во «Враче» (1882). Когда Сеченов подготовлял к печати собрание своих сочинений, он решил внести в эту работу некоторые изменения и, в частности, привести ее в соответствие с физиологической терминологией начала XX века. Сопоставление обеих редакций показывает, что во взглядах Сеченова на существо вопроса не произошло никаких изменений. В настоящий том мы сочли целесообразным включить статью в ее первоначальной редакции, поскольку в посмертном издании она напечатана с некоторыми сокращениями и первое издание ни разу не перепечатывалось.

Не приводя здесь полностью разночтений текстов 1882 и 1907 гг., укажем лишь на наиболее существенные изменения, внесенные И. М. Сеченовым в последнюю редакцию данной работы. Прежде всего бросается в глаза несовпадение обозначений в таблицах. Так, в таблице на стр. 625 графа «произвольные разряды» впоследствии в посмертном издании обозначена была по другому, а именно: «спонтанные колебания»; в таблице на стр. 628 внесено было не только терминологическое изменение (вместо «произвольное колебание» — «спонтанные колебания»), но и совершенно опущена была графа «первичное колебание», а также соответствующий цифровой ряд, относящийся к опытам №№ 8, 9,10, 11; в таблице на стр. 637 сделаны в скобках пояснения к терминам: «ток нисходящий» и «ток восходящий»: о первом сказано, что это ток, идущий «от центра», о втором — «к центру»; в таблице на стр. 643 графы: «перед нисходящим поляризационным» и «после нисходящего поляризационного» обозначены: «перед поляризацией» и «после поляризации»; в таблице на стр. 648, 649, 653 термин «форма раздражения» заменен термином «род раздражения», а вместо «слабо тетанизированный» и «сильно тетанизированный», «раздражение NaCl» сказано: «слабая тетанизация нервов», «сильная тетанизация нервов», «NaCl и перестригание». В новой редакции опущены в таблице на стр. 649 опыты 48, 49, 50, 51, 52, относящиеся к тетанизации спинного мозга. В последней таблице на стр. 653 переставлены лишь отдельные графы. Кроме того, вместо термина «задние брахиальные корешки» Сеченов в новой редакции применил термин «задние корни плечевого сплетения», вместо «перестригания» писал «отрезывание», вместо «убывание тока» применял выражение «ослабление тока», вместо «произвольный» писал «спонтанный». Изменилось построение статьи: введены новые заглавия и подзаголовки (например, «возбуждение продолговатого мозга извне»), опущены некоторые подробности и одновременно даны более обстоятельные

разъяснения отдельных положений (например, об эффектах слабых отрывистых раздражений нервов, о «заряжании» нервных центров и др.). В целом же содержание статьи, основной ее смысл и важнейшие выводы остались неизменными. *Стр. 622.*

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

30 Вышедшая отдельным изданием в 1891 г. книга «Физиология нервных центров» представляет собою переработанный курс лекций, который И. М. Сеченов читал в 1889—1890 гг. в Москве в клубе врачей. Эти лекции, сопровождавшиеся демонстрацией опытов, явились как бы итогом многолетнего изучения И. М. Сеченовым деятельности центральной нервной системы. В них получили наиболее яркое выражение основные взгляды ученого на роль нервной системы в организме, в его единстве и взаимодействии со средой, а также его принципиальные воззрения на функции нервной системы. Сеченов подчеркивал, что центральная часть нервной системы, представленная у позвоночных спинномозговой осью, может функционировать только под влиянием воздействий извне. По мысли Сеченова, сущность физиологии нервных центров познается при изучении истории многообразных превращений нервных импульсов.

В основу работы им положено явление рефлекса или отраженной деятельности, как элементарного акта приспособления животных организмов к условиям существования. При этом Сеченов близко подходит к понятию условного рефлекса, упоминая о так называемых «заученных движениях», которые, как он пишет, «в свою очередь развиваются не иначе, как под влиянием жизненных потребностей и, раз развившись, отличаются от инстинктивных лишь большей подвижностью связи между движением и чувствованием».

Подчеркивая материальную основу деятельности нервных центров, Сеченов указывает, что вещество нервов можно представить в виде «неустойчивых химических сочетаний, способных под влиянием слабых толчков распадаться с развитием живых сил или снова быстро восстанавливаться». Эти представления подтверждены современными биохимическими исследованиями нервной деятельности.

Лекции И. М. Сеченова получили широкий отклик общественности. В одной из первых заметок, помещенной в газете «Русские ведомости» (1889, 3 декабря, № 334, стр. 3) говорилось следующее: «30 ноября (1889 г.) в клубе врачей состоялась первая лекция проф. И. М. Сеченова по физиологии центральной нервной системы. Записавшихся на лекции оказалось свыше 300 человек. Помимо численности, почтенный профессор имел перед собой аудиторию, выдающуюся по составу слу-

шателей. Между ними имеется много профессоров здешнего университета и известных в Москве врачей. И. М. Сеченов был встречен долго не смолкавшими аплодисментами».

Книга была переиздана лишь один раз в 1952 г. Академией медицинских наук СССР в серии «Выдающиеся деятели отечественной медицины». В настоящем томе воспроизводится текст издания 1891 г. *Стр. 662.*

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ РАЗДРАЖЕНИЯ ЧУВСТВУЮЩИХ НЕРВОВ НА МЫШЕЧНУЮ РАБОТУ ЧЕЛОВЕКА

[31] И. М. Сеченов опубликовал работу «Zur Frage nach der Einwirkung sensitiver Reize auf die Muskelarbeit des Menschen» в журнале «Le physiologiste russe», т. III, 41, 1903—1904. При жизни И. М. Сеченова на русском языке работа не появлялась, но была включена в посмертное издание (1907), а затем — в «Избранные труды» (1935). Поскольку материалы для издания 1907 г. подготовлял И. М. Сеченов, можно думать, что перевод на русский язык осуществлен был с его участием. С этого посмертного издания и перепечатана работа для настоящего тома. По общему признанию, в этой работе Сеченов первым дал теоретическое обоснование идеи активного отдыха, получившей в наше время широкое практическое применение в области физической культуры, спорта и производственной гимнастики. Его эксперименты открыли совершенно новые закономерности явлений утомления и способствовали появлению экспериментальных исследований, посвященных проблемам физиологии труда. Нет сомнений, что факты, установленные Сеченовым, стоят в прямой связи с данными, полученными Сеченовым еще в 1894 г. при поисках физиологических критериев длины рабочего дня (см. «Известия Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии», 1894, т. 83, вып. 2, а также «Сборник для содействия самообразованию», СПб., 1895). *Стр. 845.*

Н. СУСЛОВА—ПРИБАВЛЕНИЯ К ФИЗИОЛОГИИ ЛИМФАТИЧЕСКИХ СЕРДЕЦ

[32] Работа была проведена под непосредственным руководством и при самом близком участии И. М. Сеченова и была продолжением опытов самого И. М. Сеченова, о чем он пишет в статье: «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки» (см. примеч. 22). Работа вышла одновременно на русском и немецком (Beiträge zur Physiologie der Lymphherzen. Ztschr. f. ration. Med., Bd. 31, 1868) языках. В настоящем томе воспроизводится текст русского издания (СПб., 1868).

Подробное освещение всего хода работы Н. Сусловой, представленной в качестве диссертации на степень доктора медицины, хирургии и акушерства и защищенной на медицинском факультете Цюрихского университета в 1867 г., мы находим в переписке И. М. Сеченова с женой — М. А. Боковой. Очень характерна следующая выдержка из одного письма Сеченова: «Поздравьте меня — сегодня утром все здание лимфатических сердец и задерживательных механизмов увенчано блистательным образом. Я получил на четырех лягушках, при раздражении поперечного разреза thalami optici (того места, откуда происходит по моим прежним опытам задерживание рефлексов) *диастолическую остановку всех четырех лимфатических сердец, такую же остановку кровяного сердца и вместе с тем, разумеется, угнетение спинномозговых рефлексов* *. Я задохнулся было от радости, потому что этими опытами, Вы понимаете, завершается весь вопрос о существовании задерживательных механизмов в головном мозгу. Если они существуют, как принято всеми, для кровяного сердца, то, следовательно. . . Кроме того, в утешение Шиффу и К° найден еще другой, не менее значительный факт: Вы помните, я Вам писал, что если лягушке перерезать все задние спинномозговые корешки, то лимфатические сердца на очень долгое время останавливаются в диастоле. Оказывается, что это стояние есть эффект тонического рефлекторного задержания; именно, если приготовленной сказанным образом лягушке перерезать *с одной стороны* все сообщающиеся ветви между симпатической цепью и спинным мозгом,то сердце *с соответствующей стороны начинает биться, а на противоположной остается в покое*. Рядом с этим найдено,что электрическим раздражением сообщающих ветвей возможно вызвать остановку сердец. Теперь я понимаю, зачем судьба толкнула меня за границу и зачем она привела в Грац Суслову: решился вопрос, к которому я всегда относился страстнее, чем ко всем прочим в физиологии, и который сидел у меня в голове с тех самых пор. как я в первый раз прочитал мысль Вебера, что усиление рефлексов при отрезывании головы зависит может быть от удаления механизмов, тонически ослабляющих рефлексы» (см. X. С. Коштоянц. — И. М. Сеченов, 1950, стр. 60—61).

Весьма примечательна для отношения Сеченова к работе Сусловой следующая его корреспонденция в С.-Петербургские ведомости: «Было время, когда общество наше, и даже начальствующие лица медицинского мира, интересовались вопросом, способна ли женщина быть медиком. Существовала, повидимому, даже попытка решить этот вопрос опытным путем; но опыт почему-то был на половине прерван — вероятно, из теоретического предубеждения, что задача не по женским силам. А между

* Здесь и далее подчеркнуто И. М. Сеченовым. — *Ред.*

тем факты, говорящие противное, все умножаются. В настоящее время в Цюрихском университете выдержала экзамен на степень доктора медицины глубоко уважаемая всеми знающими ее соотечественница наша Н. П. Суслова. Лет пять тому назад она выдержала во 2-й С.-Петербургской гимназии экзамен из полного гимназического курса и занималась затем, вплоть до запрещения женщинам посещать лекции, в здешней Медико-хирургической академии. Теперь, когда задача всей ее жизни наполовину кончена, дай бог, чтоб ей была дана возможность приложить свои знания к делу в отечестве.

Грустно было бы думать в самом деле, что даже подобные усилия, столь явно искренние по отношению к цели, могут быть потрачены даром; а это возможно, если они встретят равнодушие в нашем обществе.

Примите уверение... Сеченов» (С.-Петербургские ведомости, № 226 — четверг, 17 (29) августа 1867).

Н. Суслова была не единственной женщиной, которой И. М. Сеченов помог выйти на путь научной и практической деятельности в области медицины. *Стр. 874.*

УКАЗАТЕЛЬ ИМЕН*

Адамюк — 789.
Аксманн — 11, 12, 13, 14, 15, 16.
Альбуказис — 36.
Альдини — 127, 132.

Баглив — 37.
Бёкер — 52, 53, 63, 69, 70, 82, 84, 86, 87, 88.
Беккерель — 71.
Бернар — 15, 18, 20—23, 31, 32, 34, 71, 78, 82, 401, 405.
Берндт — 40.
Бернштейн (явление Бернштейна) — 424, 546, 689.
Бехтерев — 776, 778, 787—790.
Бецольд — 227, 337, 346, 347, 348, 355, 518, 561.
Бильрот — 42.
Бирге — 707, 720.
Биша — 10, 39.
Бодвич — 688, 690.
Боткин — 226.
Броди — 44.
Бронджист (бронджистово явление) — 408, 410, 414, 525, 526, 530, 703.
Броун-Секар (броун-секаровское явление) — 17, 27, 416, 453—462, 471, 515, 516, 519, 769, 798, 877, 878, 884, 885.
Брюкке — 398, 616.
Бубнов — 797.
Будге — 16, 197, 330.
Бунзен — 54.
Бухгейм — 47.
Бушарда — 46.

Вагнер — 70, 92, 247.
Валлер — 16.
Валлис — 9.
Вальгальза — 10, 16.
Вальдейер — 874, 875.
Вальц — 926, 929.
Вальш — 122.
Ван-Дин — 405.
Введенский — 688, 707, 765, 767.
Вебер (братья) — 99.
Вебер-Фехнер (Вебер-Фехнера закон) — 655.
Вебер Э. — 92, 388, 668.
Вейсс — 737.
Вернал — 15.
Вольта—122, 125—131, 152, 207, 208.
Воротилов — 739.
Вундт — 102, 105, 246, 711, 729.
Вюльпиан — 783, 791, 803.

* В указатель вошли имена, упомянутые в сочинениях И. М. Сеченова, статье Н. Сусловой и протоколах Новороссийского об-ва естествоиспытателей, приведенных в примечании 24.

Гад — 797.
Галлер — 15, 37, 122, 226.
Гальвани — 123—133.
Гаммонд — 84.
Ганзен — 695.
Гарлей — 53, 70.
Гарлесс — 204, 262, 263.
Гаузен — 122.
Гейбель — 754.
Гейденгайн — 101, 103, 109, 113, 214, 227, 228, 324, 326, 328, 329, 331, 332, 517, 795, 797.
Гейсслер — 72.
Гельмгольц — 172, 173, 183, 184, 217, 228, 230, 231, 234—238, 240, 241, 252, 292, 323, 334, 348, 644, 711.
Гензен — 789.
Генле — 354, 426, 510.
Геринг — 689, 771.
Германн — 687, 690, 737, 790.
Герцен — 447, 461, 463, 466, 469, 479, 481, 485, 500, 502, 510—515, 545, 593, 596, 597, 659.
Гитциг — 644, 700, 809, 820—822, 832, 833.
Голль — 750.
Гольтц — 580, 778—780, 787, 789, 791, 798, 808—817, 819—823, 825, 829—831, 839, 875, 876, 882.
Гоппе — 72, 100.
Гребницкий — 610, 611.
Гудден — 773.
Гумбольдт — 38, 130, 132, 237.

Деви — 78.
Де Ге—122.
Демулен — 783, 787.
Де Соваж — 122.
Де Хейд — 37.
Джексон — 790.
Дондерс — 9, 16, 81, 550.
Духек — 46, 48, 51, 63, 65, 66, 70, 71.
Дюбуа-Реймон — 20, 25, 30, 120—122, 130, 135, 141, 144, 145, 148, 151—157, 159, 161, 166—169, 171, 173, 180—182, 184, 185, 189—191, 197, 202, 205, 219, 237, 255, 260, 267, 277—279, 281, 288, 291, 294, 322, 343, 350, 351, 599, 620, 625.
Дюверлей — 10.
Дюже — 573.

Заварыкин — 113.
Закс — 40, 721.
Зауэрвальд — 137.

Иноземцев — 18.

Кавалло — 126.
Кавендиш — 122.
Конштейн — 412, 530.
Краузе — 718.
Крис — 688, 765, 767, 796.
Куртен — 37.
Кювье — 162, 166.
Кюне — 226, 315, 595, 598, 603.

Лаги — 122.
Лангенбек — 17.
Лангендорф — 752.
Леб — 832.
Либиг — 69.
Либих — 40, 69, 71, 86.
Лисс — 841.
Лихтенфельс — 80.
Ловен — 707.
Лонже — 96, 784, 803.
Лотце — 742.
Лоуэр — 37.
Людвиг — 81, 398, 405, 428, 550, 707, 739.
Лючиани — 821, 823, 825, 828, 829, 831—833, 835, 839, 841.

Мажанди — 16, 17, 39, 45, 783, 787.
Мазинг — 47, 48.
Майор — 37.
Макниш — 41.
Марианини — 200, 201.
Марик — 827, 830.
Маркевич — 547.
Маткевич — 426, 446, 510.
Маттеуччи — 134, 135, 151, 154, 165, 255, 296.
Мейер — 55, 56, 57.
Мейнерт — 805, 827.
Мейсснер — 105.
Мельцер — 548—553.
Мечников — 926, 927.
Мичерлих — 41—46, 79.
Морганьи — 38.
Мунк — 797, 811, 815, 820, 821, 832, 834, 835.
Мюллер В. — 737.
Мюллер И. — 10, 11, 15, 17.

Нобили — 133, 135, 140, 143, 145, 147, 151, 165, 196, 262.
Нотнагель — 787, 788.

Орфил — 44.

Панет — 827.
Пашутин — 447, 479, 545, 606, 607.
Перси — 39, 40, 45.
Поммер — 39, 45.
Праут — 39.
Пуллье — 234.
Пфлюгер — 15, 94, 101, 103, 105, 107, 109, 204—207, 213, 228, 231, 262, 299, 302, 303, 307, 312, 317, 318, 321, 325—328, 330—333, 335—342, 344, 349, 350, 353, 355, 451, 517, 555, 558, 559, 638, 644, 697, 702, 722, 729, 742, 796, 797.

Раан — 42.
Рейль — 10.
Ремак — 11.
Ренци — 776, 777, 783, 784, 789, 790.
Реньо — 161, 164.
Репяхов — 610, 926, 928, 929.
Риттер — 200, 201, 203, 204, 262.
Розенталь — 21, 91, 92, 704, 729, 770.
Рокитанский — 752, 790.
Роланд — 802.
Роллетт — 607.
Россолимо — 722.

Сандра — 46.
Сенак — 10.
Серпили — 841.
Сеченов — 875, 878, 881, 882, 926, 927, 928, 930.
Сиротинин — 707, 743, 754.
Снеллен — 9,17.
Спиро — 928.
Суслова — 586, 587, 588.

Тарханов — 620.
Тигерштедт — 686.
Тидеманн — 40, 61, 88.
Томсон — 39.
Траубе — 16.
Триппье — 829, 841.
Троттер — 40, 53.
Тюрк (метод Тюрка) — 362, 388, 416, 424, 453, 464, 521, 545, 613—616, 620, 658, 718, 793, 794, 799.

Уатт — 665.
Фарадей — 267.
Фелькерс — 789.
Феринг — 17.
Феррье — 821, 839.
Филене — 790.

Филипп — 96.
Фирордт — 41, 62, 63, 69, 80.
Флексиг — 710, 711, 738, 739, 756, 757, 782, 807, 810, 828, 840.
Флуран — 775—780, 787, 788, 802, 808.
Фодере — 10.
Фойт — 801.
Фолькманн — 535, 867, 874.
Фонтана — 37, 38, 122.
Фосс — 9.
Франц — 545, 546.
Фрелих — 80.
Френд — 37.
Фрич — 820.
Функе — 34, 287, 598.

Христиани — 784, 789, 790, 832.

Цион — 613, 614, 615.

Шарко — 810.
Шван — 9, 11, 778.
Швейггер — 39, 133.
Ширак — 10.
Шифер — 361.
Шифф — 16, 78, 263, 425—428, 431, 434, 447, 461—463, 511—513, 515, 533, 535, 542, 544, 610, 611, 654, 736, 796, 797.
Шово — 336, 337.
Шрадер — 783.
Шрофф — 752.
Штейнгейм — 40.
Штейнер — 787.
Штиллинг — 15.
Шумовский — 189, 191.

Экгарт — 593, 737, 754, 788.
Эккер — 363, 390, 573.
Экснер — 729, 803, 827, 830, 843.
Эльсгольц — 37.
Энгельман — 550, 694.

СОДЕРЖАНИЕ

ПЕРВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РАБОТЫ

Влияют ли нервы на питание 9
Некоторые данные об отравлении роданистым калием (перев. с нем.) 19
Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения . . 35
Перерезка нерва как условие нарастания его раздражительности 101

О ЖИВОТНОМ ЭЛЕКТРИЧЕСТВЕ

О животном электричестве 119

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Исследование центров, задерживающих отраженные движения, в мозгу лягушки 361
О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга (перев. с нем.) 388
Прибавления к учению о нервных центрах, задерживающих отраженные движения 399
Новое прибавление к учению о механизмах, задерживающих отраженные движения 408
Еще о центрах, задерживающих отраженные движения у лягушки 416
Новые опыты о задерживающих механизмах в мозгу лягушки, опровергающие исследования, произведенные в лаборатории Шиффа (перев. с нем.) 425
Новые опыты над головным и спинным мозгом лягушки (совместно с В. В. Пашутиным) 447
Еще о задерживании отраженных движений у лягушки (перев. с нем.) 521
О нервных путях, связывающих передние и задние конечности лягушки (перев. с нем.) 533
Дальнейшее добавление к вопросу о строении спинного мозга лягушки (перев. с нем.) 543

Заметка о задерживании отраженных движений (перев. с нем.) . 545
Замечания к статье С. И. Мельцера — «Торможение», помещенной в «New York Medical Journal», 1899 (перев. с нем.) 548
Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки 554
К учению о действии блуждающего нерва на сердце (совместно с И. И. Мечниковым; перев. с нем.) 608
Еще о действии блуждающего нерва на сердце (перев. с нем.) . . 610
Заметка о механизмах, задерживающих рефлексы (перев. с нем.) 613
К вопросу о задерживании рефлексов (перев. с нем.) 616
Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки 622
Физиология нервных центров 662
К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека 845
Тезы 864

ПРИЛОЖЕНИЯ

От редакции 867
Н. Суслова. Прибавления к физиологии лимфатических сердец. 874
Х. С. Коштоянц. И. М. Сеченов и проблемы физиологии нервной системы 888
С. Г. Геллерштейн и Г. Д. Смирнов. Примечания . . . 913
Указатель имен 937

Утверждено к печати
редколлегией серии
«Классики науки»

*

Редактор издательства *Е. И. Редин*
Технический редактор *Г. А. Астафьева*

*

РИСО АН СССР 7—105В. Сдано в набор 17/XI 1955 г. Подп. в печать 17/II 1956 г. Формат бум. $70 \times 92^1/_{16}$. Печ. л. 59=68,03
Уч.-изд. лист. 45,4. Тираж 7000.
Изд. № 1124. Тип. зак. № 346. Т-01485.

Цена 33 р. 50 к.

Издательство Академии наук СССР
Москва, Подсосенский пер., д. 21

1-я типография Издательства АН СССР.
Ленинград, В. О., 9 л., д. 12.

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

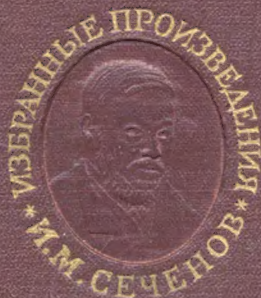
Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
12	11 св.	углов	узлов
15	17 сн.	Вернал	Бернар
35	12 сн.	приносит	приносит пользу
95	12 сн.	[Они]	[Эти] животные
811	4 св.	резких	редких
918	8 св.	*Стр. 117*	*Стр. 119*
919	5 св.	факторов	фактов
923	16 сн.	томе.	томе. *Стр. 447*
924	15 сн.	языке.	языке. *Стр. 548*

И. М. Сеченов.

И.М.СЕЧЕНОВ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ

II



33 р. 50 к.